Bot
R

Rosenberg, Otto

Apogamie und Parthenogenesis

bei Pflanzen.

Bot
R

Lieferung 12 (II, L)

Handbuch der Vererbungswissenschaft

herausgegeben von

E. Baur und M. Hartmann

Band II

Apogamie und Parthenogenesis bei Pflanzen

von

O. Rosenberg

Mit 32 Abbildungen

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12a

1930

Printed in Germany

Handbuch der Vererbungswissenschaft

herausgegeben von

E. Baur und **M. Hartmann**

Die Vererbungswissenschaft hat sich in den letzten Jahrzehnten in einer Weise in die Breite und Tiefe entwickelt, daß ein einzelner Forscher wohl kaum mehr imstande sein dürfte, sich auf jedem der verschiedenen Teilgebiete vollkommen zu unterrichten. Dazu kommt, daß zu den früheren engen Beziehungen, welche zwischen der Vererbungswissenschaft und anderen Gebieten der Biologie, wie der Entwicklungslehre, sowie der Tier- und Pflanzenzucht schon von Anfang an bestanden haben, in steigendem Maße neue Verbindungen mit anderen Biologiezweigen getreten sind, so die Verbindung mit der Cytologie und Entwicklungsphysiologie. Das macht nicht nur für den reinen Vererbungsforscher eine genaue Kenntnis dieser Gebiete und ihres Zusammenhanges mit der Vererbung notwendig, sondern bedingt auch eine Vertrautheit der Vertreter jener Gebiete mit den Ergebnissen der Vererbungslehre. Eine handbuchartige Darstellung des Gesamtgebietes der Vererbungswissenschaft und ihrer Beziehungen zu anderen Teilgebieten der Biologie erscheint bei dieser Sachlage als ein dringendes Erfordernis, dem das vorliegende Werk Rechnung tragen soll. Durch die Mitwirkung zahlreicher Fachgelehrter soll unter weitestgehender Berücksichtigung der Literatur und ergänzt durch eigene Erfahrungen und Untersuchungen der einzelnen Bearbeiter das Gesamtgebiet der Vererbungswissenschaft und ihre Beziehung zu anderen Gebieten der Biologie kritisch zur Darstellung gelangen, und dadurch eine rasche und zuverlässige Orientierung über alle mit der Vererbungslehre in Zusammenhang stehenden Fragen ermöglicht werden.

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

Lehrbuch der Experimentalzoologie. Experimentelle Entwicklungslehre der Tiere von **Dr. phil. Bernhard Dürken,** ord. Professor und Direktor des Instituts für Entwicklungsmechanik und Vererbung der Universität Breslau. Zweite Auflage mit 290 zum Teil farbigen Abbildungen. (XI und 751 Seiten.) 1928 Gebunden 54 RM.

Mit dem soeben fertiggestellten zweiten Teil liegt das längere Zeit vergriffen gewesene „Lehrbuch der Experimentalzoologie" vollständig wieder vor. — Die neue Auflage erfuhr eine erhebliche Umarbeitung. Hat doch die experimentelle Entwicklungsforschung seit Erscheinen der ersten Auflage (1918) beträchtliche Fortschritte gemacht. Im besonderen war der Verfasser bestrebt, über die anfänglich vorwiegend morphologische Behandlung der Entwicklungs- und Vererbungsvorgänge hinauszukommen, ein Bestreben, das sicherlich einen Fortschritt bedeutet. So wird auch die zweite Auflage in den Kreisen der Zoologen, im besonderen der Entwicklungsmechaniker und Vererbungsforscher, freudig aufgenommen werden.

Bot
R

Handbuch der Vererbungswissenschaft

herausgegeben von

E. Baur und M. Hartmann

Band II. 2.

Apogamie und Parthenogenesis bei Pflanzen

von

O. Rosenberg

Mit 32 Abbildungen

286276
33
4
26

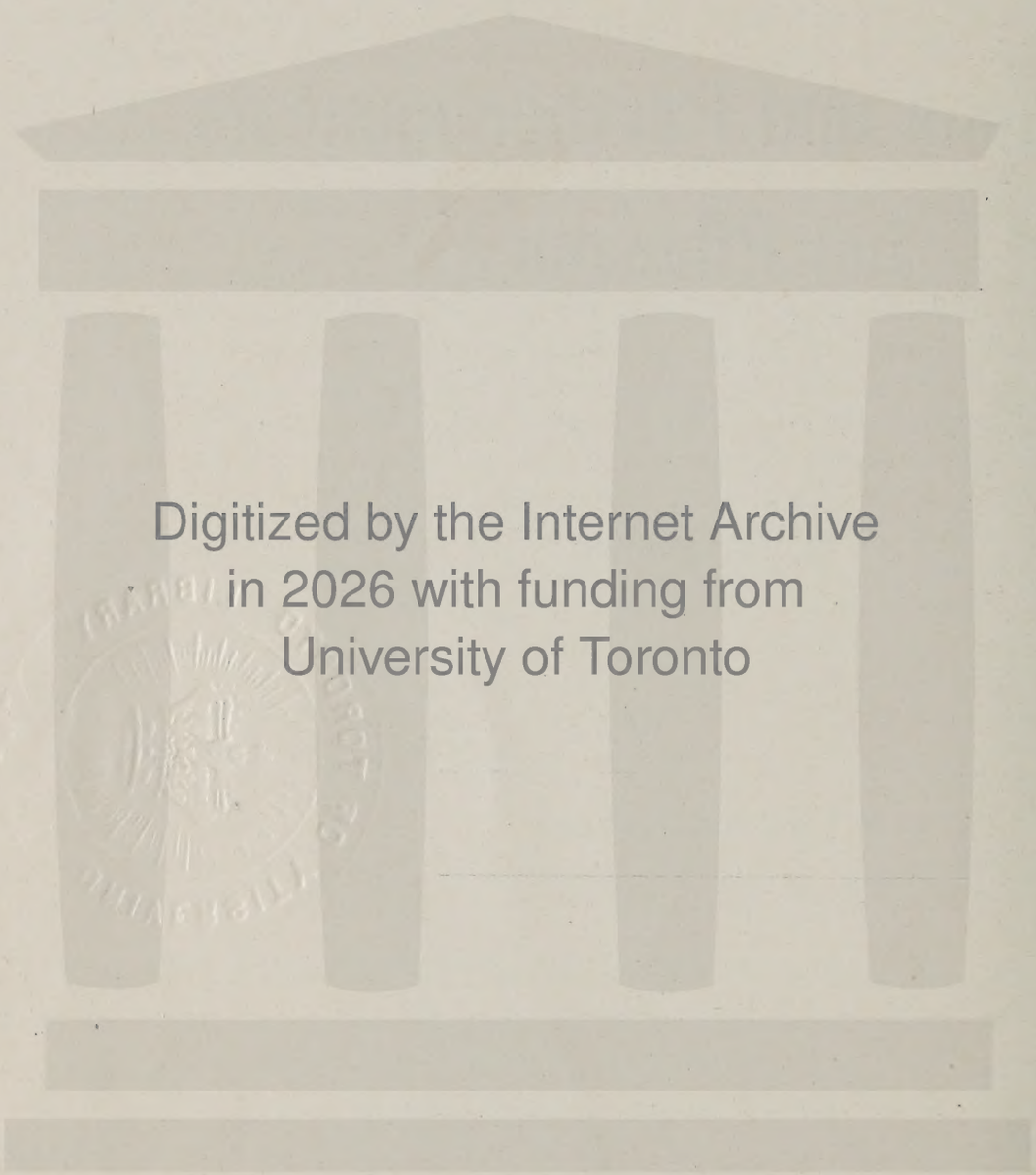
Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12a

1930

1384



Digitized by the Internet Archive
in 2026 with funding from
University of Toronto

https://archive.org/details/apogamieundparth00rose

Die Fortpflanzungsvorgänge der Pflanzen lassen sich gut in zwei Hauptkategorien gruppieren: die sexuellen und die asexuellen. Unter den letzteren finden sich solche, die ganz ausgesprochen Deszendenten oder Abänderungstypen der sexuellen Fortpflanzungsart repräsentieren, indem sie etwa dieselben morphologischen Strukturen darbieten wie die sexuellen. Der Unterschied liegt äußerlich darin, daß die Mixis oder Vereinigung von zwei Zellen resp. Kernen zur Bildung einer Zygote oder eines Embryos weggefallen ist.

Für manche Organismen sind diese Reproduktionsarten von großer Wichtigkeit, in vielen Fällen repräsentieren sie die alleinige Fortpflanzungsart des Organismus und sind demnach von Bedeutung bei der Diskussion von Erblichkeitsfragen. Wichtig in dieser Hinsicht ist ja auch die Tatsache, daß mit dem Wegfallen der Kopulationsvorgänge auch eine Veränderung der Bedingungen für die Reduktionsteilung Hand in Hand geht.

In dem letzten Jahrzehnt ist unsere Kenntnis von der Verbreitung dieser Fortpflanzungsart wesentlich erweitert worden. Es sind darunter vor allem die neuen, experimentell begründeten Fälle von sog. echter oder haploider Parthenogenesis unter den höheren Pflanzen, sowie die neueren cytologischen Befunde hervorzuheben.

Eine Darstellung der verschiedenen Fortpflanzungsarten, die für gewöhnlich unter den Bezeichnungen Parthenogenesis und Apogamie zusammengefaßt werden, setzt gewissermaßen eine Übersicht der verschiedenen Begriffsbestimmungen voraus, welche parallel mit den Untersuchungsresultaten gegeben sind und als kurze, aber soweit möglich adäquate Termini für die sich abspielenden Prozesse geschaffen und gemeint sind.

Diese Termini sind allerdings nicht besonders viele, aber die Bedeutung, die ihnen zugeteilt wird, ist wirklich sehr verschieden. In der Zoologie scheint ein ziemlich gutes Übereinkommen in bezug auf die Bedeutung der Begriffe zu bestehen. In der Botanik liegen aber die Verhältnisse anders, hauptsächlich wohl, weil wir hier mit einem antithetischen Generationswechsel zu rechnen haben, der mit der Ausbildung verschiedener Individuen, Sexualzell-bildenden und Sporen-bildenden, zusammenhängt.

Parthenogenesis und Apogamie sind zwei besondere Formen der Fortpflanzung, die zweckmäßigerweise unter der gemeinsamen Bezeichnung Apomixis zusammengefaßt werden können. Winkler (1908) definiert, in seiner wichtigen Arbeit über Parthenogenesis und Apogamie, Apomixis als „den Ersatz der geschlechtlichen Fortpflanzung durch einen anderen, ungeschlechtlichen, nicht mit Kern- und Zellverschmelzung verbundenen Vermehrungsprozeß".

Ursprünglich wurde von De Bary (1878) dafür die Bezeichnung Apogamie benutzt, da aber in der neueren Literatur dieses Wort nicht mehr in De Barys chem, sondern in einem mehr eingeschränkten Sinne verwendet wird, ist der von Winkler vorgeschlagene Terminus Apomixis vorzuziehen.

Parthenogenesis ist die apomiktische Entstehung eines Individuums (Sporophyten oder Embryos) aus einem Ei. Apogamie ist die apomiktische

Entstehung eines Sporophyten aus vegetativen Zellen des Geschlechtsindividuums (Gametophyten).

Auch in dieser Fassung der Begriffe werden jedoch die apomiktischen Vorgänge durchaus nicht immer in übereinstimmendem Sinne gebraucht. Wir können hier nicht allzu weit auf diese Nomenklaturdiskussionen eingehen, nur ein kurzer orientierender Überblick soll gegeben werden.

Für STRASBURGER war das Kriterium für echte Parthenogenesis die Weiterentwicklung eines Geschlechtsproduktes, „das mit der ihm normal zukommenden haploiden Chromosomenzahl anhebt. Wenn ein diploides Ei einen Keim bildet, so bezeichnete ich dessen Entwicklung als apogam, das Ei selbst als apogames Ei". STRASBURGER bezeichnet sogar das Ei der apomiktischen Alchemillen, Taraxacum usw. als „eine vegetative, nur wie ein Ei geformte Zelle des Sporophyts".

WINKLER (1908) hat seinerseits eine in vieler Hinsicht überaus klare und charakteristische Definition der apomiktischen Vorgänge gegeben, indem er Parthenogenesis kurz als die apomiktische Entstehung eines Individuums aus einem Ei bezeichnet, gleichgültig ob dieses mit der haploiden (generative P.) oder diploiden (somatische P.) Chromosomenzahl ausgerüstet ist. Das charakteristische für Apogamie ist nach ihm die Entwicklung eines Sporophyten aus vegetativen Zellen des Gametophyten.

Anstatt der Termini somatisch und generativ hat HARTMANN (1909) haploide und diploide Parthenogenesis, resp. Apogamie vorgeschlagen. Diese Terminologie scheint mir zweckmäßiger, u. a. weil sie durchaus morphologischer Art ist.

Die WINKLERsche Terminologie stützt sich auf morphologische Merkmale der keimbildenden Zellen, wie dies auch ERNST hervorhebt. Dieser nimmt eine in gewisser Beziehung vermittelnde Stellung zwischen STRASBURGER und WINKLER ein, indem er versucht bei seiner Übersicht der apomiktischen Vorgänge das verschiedene Verhalten der als parthenogenetisch und apogam bezeichneten Pflanzen und Tiere hinsichtlich ihrer Befähigung zu normaler sexueller Fortpflanzung zu berücksichtigen. Parthenogenesis ist für ihn nur die apomiktische Entwicklung von Gameten (i. e. Eizellen) „einer sexuell differenzierten und sexuell funktionsfähigen Pflanzen- oder Tierart". „Sämtliche bis jetzt eingehend untersuchte Pflanzen mit spontaner Entwicklung diploider Eier weisen ausnahmslos eine starke Schwächung oder noch häufiger einen völligen Verlust geschlechtlicher Fortpflanzung auf."

Er hat daher die folgenden Definitionen vorgeschlagen:

1. Parthenogenesis ist die autonome oder durch äußere Einflüsse induzierte apomiktische Entwicklung von Gameten (insbesondere von Eizellen) einer sexuell differenzierten und sexuell funtkionsfähigen Pflanzen- oder Tierart.

a) haploide (generative) Parthenogenesis. Entwicklung von Eizellen mit haploid chromosomigem Kern, dessen Entwicklung eine normale Reduktionsteilung vorausgegangen ist.

b) diploide (somatische) Parthenogenesis. Autonome oder induzierte Weiterentwicklung von Eizellen mit diploidem Kern, deren Bildung ohne Chromosomenreduktion erfolgt ist. Im Wechsel mit Amphimixis im Tierreich (z. B. bei Blattläusen, Gallwespen usw.) nachgewiesen.

2. Apogamie ist die obligat apomiktische Keimbildung aus Zellen di- oder heteroploider Gametophyten.

a) ovogene Apogamie liegt vor, wenn der apomiktische Keim aus der Eizelle, b) somatische Apogamie, wenn er aus einer oder mehreren somatischen Zellen des Gametophyten seinen Ursprung nimmt.

Renner (1916) benutzt Apogamie in demselben Sinne wie Apomixis. Die apomiktische Entwicklung vegetativer Zellen eines Gametophyten, die von Winkler und auch von Ernst als Apogamie bezeichnet wird, nennt er Apogametie, eine Bezeichnung die sehr viel für sich hat, weil sie klar hervorhebt, daß die Embryo-Initiale eine andere Zelle ist als die Eizelle.

Welcher von diesen Termini der „bessere" ist, hängt sehr viel davon ab, wohin man den Schwerpunkt der Vorgänge verlegen will.

Winklers Definitionen sind klar und distinkt und sehr viel morphologischer Natur, was einen Vorteil bedeutet. Man braucht nicht schon in den Definitionen zu der sehr schwierigen Frage Stellung zu nehmen, ob ein Geschlechtsverlust bzw. Befruchtungsmöglichkeit vorhanden ist oder nicht.

Andererseits will die von Ernst vertretene Auffassung, die mehr biologisch betont erscheint, in vieler Hinsicht die Aufmerksamkeit auf die physiologische Seite des Problems lenken. Der Nachteil ist nur, daß die Vorgänge bis jetzt physiologisch so wenig aufgeklärt sind. Die morphologische Analyse ist zwar ziemlich weit vollführt, aber von noch so genauen cytologischen Bildern auf die Wirkungsmöglichkeit der Embryoinitialen zu schließen, kann sehr leicht irreführen. Doch sprechen tatsächlich viele morphologische Erfahrungen von dem Verlauf der Embryobildung bei apomiktischen Phanerogamen für die Wahrscheinlichkeit der Auffassung, daß hier wirklich ein Geschlechtsverlust und Befruchtungsunmöglichkeit vorliegt, wie dies Ernst mit seinen Definitionen ausdrücken will.

Ein entschiedener Vorteil bei Winklers Definitionen ist, daß hierdurch eine Übereinstimmung mit der zoologischen Terminologie möglich wird.

In der folgenden Übersicht wird daher Parthenogenesis und Apogamie mit der von Winkler, bzw. Hartmann vorgeschlagenen Bedeutung benutzt.

Bei Pflanzen mit antithetischem Generationswechsel kann Parthenogenesis und Apogamie auch mit Aposporie verbunden sein. Aposporie ist die Entwicklung eines Gametophyten aus einer somatischen Zelle des Sporophyten, also nicht aus einer Spore. In typischer Gestalt kommt sie bei den Farnen vor.

Auch unter den Angiospermen ist Aposporie nachgewiesen worden. Doch sind dabei verschiedene Meinungen betreffs der Umgrenzung des Begriffes geäußert worden.

Nach Juel (1900) ist der Vorgang bei der Embryosackbildung in der parthenogenetischen *Antennaria alpina* „mit der Aposporie homolog", weil die „Tetradenteilung" (hier wohl als Meiosis gemeint) „gänzlich unterdrückt ist". Er nehme jedoch eine besondere Stellung ein, weil „die Zelle, welche hier den Embryosack bildet, in einer engen Beziehung zur Sporenbildung steht". Ebenso bezeichnet Chiarugi (1926) alle Fälle, wo ein Gametophyt ohne vorausgegangener Reduktionsteilung entsteht, als Aposporie. Dabei unterscheidet er eine „Aposporia goniale", resp. „Aposporia somatica", je nachdem ob der Gametophyt aus einer Sporenmutterzelle oder einer somatischen Zelle des Sporophyten sich entwickelt.

Eine andere Auffassung der Aposporie hat Renner (1916) geäußert. Das Unterbleiben der Reduktionsteilung hat er mit dem Terminus Apomeiose belegt. Dabei können nach ihm Sporen fortwährend gebildet werden, wenn nämlich die Tetradenteilung, also Vierteilung der Sporenmutterzelle, noch ausgeführt wird. Wenn nicht ,tritt „Sporenverlust" oder Aposporie ein.

Nach der Terminologie Chiarugis sollte also ein Fall wie die „Makrosporen-" Bildung bei *Marsilia Drummondii* der Aposporie zugerechnet werden, weil die Reduktionsteilung unterbleibt. Andererseits sollte nach Renners Terminologie die Embryosackbildung von *Lilium*, *Tulipa* u. dgl. auch als Aposporie aufgefaßt werden, trotzdem hier Meiose, aber keine Tetradenteilung vorkommt. „Dieser

Fall", sagt Juel (1900) „ist sehr merkwürdig und schwierig zu klassifizieren. Ich möchte ihn indessen nicht als einen Fall von Aposporie auffassen."

In der folgenden Darstellung wird Aposporie kurz als Gametophytenbildung aus einer somatischen (haploiden oder diploiden) Zelle des Sporophyten gemeint. Will man auch die diploide Embryosackbildung aus einer Sporenmutterzelle, wie bei *Antennaria alpina*, der Aposporie zurechnen, so könnte man dies mit dem Terminus generative Aposporie tun und die zuerst genannte Erscheinung als somatische Aposporie bezeichnen.

Eine Mittelstellung zwischen Apomixis und vegetativer Propagation nimmt die Adventiv- oder Nucellar-Embryonie ein. Der Keim entwickelt sich hier zwar im Innern eines Embryosackes, aber die Initiale ist eine angrenzende somatische Zelle des Nucellus oder Integuments. Ernst bezeichnet sogar die Nucellarembryonie als eine Art Aposporie mit einzelligen Gametophyten. Bei der Nucellarembryonie wird ein Sporophyt aus einem Sporophyten gebildet, worin also eine Übereinstimmung mit vegetativer Propagation, Bulbillen- und Ausläuferbildungen u. dgl. besteht. Diese Adventivembryonen entwickeln sich aber in intimer Verbindung mit Gametophyten und kommen darin zu voller Ausbildung, als ob sie von Anfang an von deren eigenen Zellen erzeugt wären.

Täckholm (1922) hat vorgeschlagen, die drei Erscheinungen Apogamie (Parthenogenesis), Aposporie und Nucellarembryonie, als verschiedene Fälle von apomiktischer Samenbildung unter der gemeinsamen Bezeichnung Agamospermie zusammenzuführen.

Apomixis bei Algen und Pilzen

Die Fortpflanzungsverhältnisse bei den Algen und Pilzen sind derart von den bei den Gefäßpflanzen vorkommenden Erscheinungen verschieden, daß eine Übersicht der in diesen Gruppen auftretenden apomiktischen Vorgänge zweckmäßigerweise in einem besonderen Kapitel zu behandeln sein dürfte.

Bei vielen Algen- und Pilzgruppen ist die Haplophase stark vorherrschend, so daß die Diplophase nur durch die Zygote repräsentiert wird und gleich bei der Keimung durch eine Reduktionsteilung eliminiert wird. Unter den Basidiomyceten werden Geschlechtsorgane überhaupt nicht mehr ausgebildet. Die Diplophase wird statt dessen durch eine sog. somatogene Befruchtung eingeleitet.

Man kann mit Kniep (1928) unter den Thallophyten die folgenden Apomixis-Typen unterscheiden:

1. Gametische Apomixis: ein Gamet entwickelt sich ohne Befruchtung zu einem neuen Organismus.

2. Gametangische Apomixis: ein Gametangium entwickelt sich direkt zu einem Organismus.

3. Somatogene Apomixis: die apomiktische Entwicklung derjenigen Elemente, die bei der Somatogamie die Stelle der Gameten oder Gametangien vertreten; Beispiele hierfür gibt die haploide Fruchtkörperbildung bei gewissen Hymenomyceten.

Es hat sich nun herausgestellt, daß unter den Thallophyten sowohl fakultative, resp. induzierte wie habituelle Apomixis vorkommen kann. Da ist vor allem auf die bekannten Experimente von Klebs (1896, 1898) hinzuweisen, wo Algen und Pilze zu apomiktischer Entwicklung künstlich veranlaßt werden konnten. Die Gameten dieser Pflanzen scheinen in ihrem Bau und wohl auch in ihren physiologischen Eigenschaften oft nur wenig von ungeschlechtlichen Vermehrungszellen unterschieden, wie z. B. *Ulothrix* u. dgl. Algen. Auch bei so ausgesprochen oogamen Formen wie die Fucaceen lassen sich apomiktische

Vorgänge fakultativ hervorrufen durch Änderung gewisser Außenfaktoren, wie die Experimente Overtons mit *Fucus*-Eiern vollauf beweisen.

Andererseits geht aus den Untersuchungen der letzten Jahre hervor, daß es Algen- und besonders Pilz-Spezies gibt mit sowohl sexuellen, wie habituell apomiktischen Rassen.

Im folgenden werden einige der wichtigeren Fälle kurz besprochen werden. Leider ist es oft schwer, über die wahre Natur derselben ein richtiges Urteil zu erhalten, da in vielen Fällen die notwendige cytologische Untersuchung der Kernverhältnisse sehr unvollständig, wenn überhaupt vorliegt.

Algen

Diatomeen

Die Gruppe der Pennaten umfaßt bekanntlich diplobiontische Formen. Bei der normalen Auxosporenbildung werden unter Reduktionsteilung Gameten gebildet, die miteinander kopulieren. Nun gibt es aber Formen, bei denen Auxosporenbildung auch in isolierten Diatomeenzellen vorkommt. Klebahn und ganz besonders Karsten haben einige derartige Fälle näher untersucht. Bei *Synedra affinis* teilt sich die Zelle in zwei Hälften unter Sprengung des Panzers und jede der beiden Zellen bildet eine Auxospore, die einen Zellkern mit zwei Nukleolen enthält. Bisweilen soll aber eine Teilung des Kerns erfolgen und die Tochterkerne sich später vereinigen, also eine Art Autogamie. Leider fehlen nähere Angaben über die Teilungsart dieser Kerne, so daß eine Entscheidung ob haploide oder diploide Parthenogenesis vorliegt unmöglich ist. Nach Geitler (1927) sollen Karstens Angaben über vermutete Kernverschmelzung irrig sein.

Klarer liegen nun die Verhältnisse in einigen späteren Untersuchungen von Geitler (1927) über die Gattung *Cocconeis* vor, der einen unzweifelhaften Fall von Parthenogenesis für *C. placentula* var. *lineata* genau beschrieben hat. Bei *C. placentula* var. *klinoraphis* findet normale Auxosporenbildung statt mit heterotypischer Kernteilung und 14 Gemini. Bei var. *lineata* erfolgt die Azygotenbildung meist in zwei nebeneinander liegenden Mutterzellen, kann aber auch in isoliert liegenden Zellen auftreten. Es folgen wie bei den kopulierenden Formen zwei Kernteilungen, die Chromosomenreduktion unterbleibt aber, und in der Diakinese sind 28 univalente Chromosomen anstatt 14 Gemini zu sehen. Es handelt sich hier also um diploide (somatische) Parthenogenesis. Ob dieser Fall unter habitueller Apomixis, resp. als Apogamie in Ernsts Sinne zu rechnen ist, scheint unklar. Bemerkenswert ist nämlich, daß manchmal auch in dieser Form normale Zygotenbildung erfolgen kann, „scheinbar nicht durch Außeneinflüsse induziert, sondern infolge genetischer Sippenunterschiede“ (Geitler 1928, S. 660). „Keineswegs ist aber (als Reiz oder wie man die Sachlage sonst auffassen will) das Vorhandensein einer zweiten Zelle für die parthenogenetische Entwicklung notwendig.“

Es gibt auch Fälle, wo jede Andeutung eines Sexualaktes oder Tetradenteilung des Kerns verschwunden ist, wo man also auf Geschlechtsverlust schließen könnte, so wie in gewissen Arten der Gattung *Nitzschia*. Sichere cytologische Belege fehlen aber leider.

Konjugaten

Desmidiaceen. Azygotenbildung kommt hier weniger oft vor. Klebs hat bei *Cosmarium Botrytis* solche durch helle Beleuchtung oder Kultur in Rohrzuckerlösung induziert. Die cytologischen Verhältnisse sind jedoch unklar. Es werden wie bei der normalen Zygotenbildung 4 Kerne gebildet, von denen jedoch

drei degenerieren. Da die Desmidiaceenzellen haploid sind, sollte man hier haploide Parthenogenesis annehmen müssen.

Zygnemaceen. Es sind mehrere Beispiele bekannt, wo normal geschlechtliche *Spirogyra*-Arten auch Parthenosporen oder Azygoten bilden. ROSENVINGE (1883) fand in den Fäden von *Sp. groenlandica* zum Teil Zygoten, zum Teil Parthenosporen. *Zygnema* und *Mougeotia* zeigen etwas ähnliches. Es sind auch

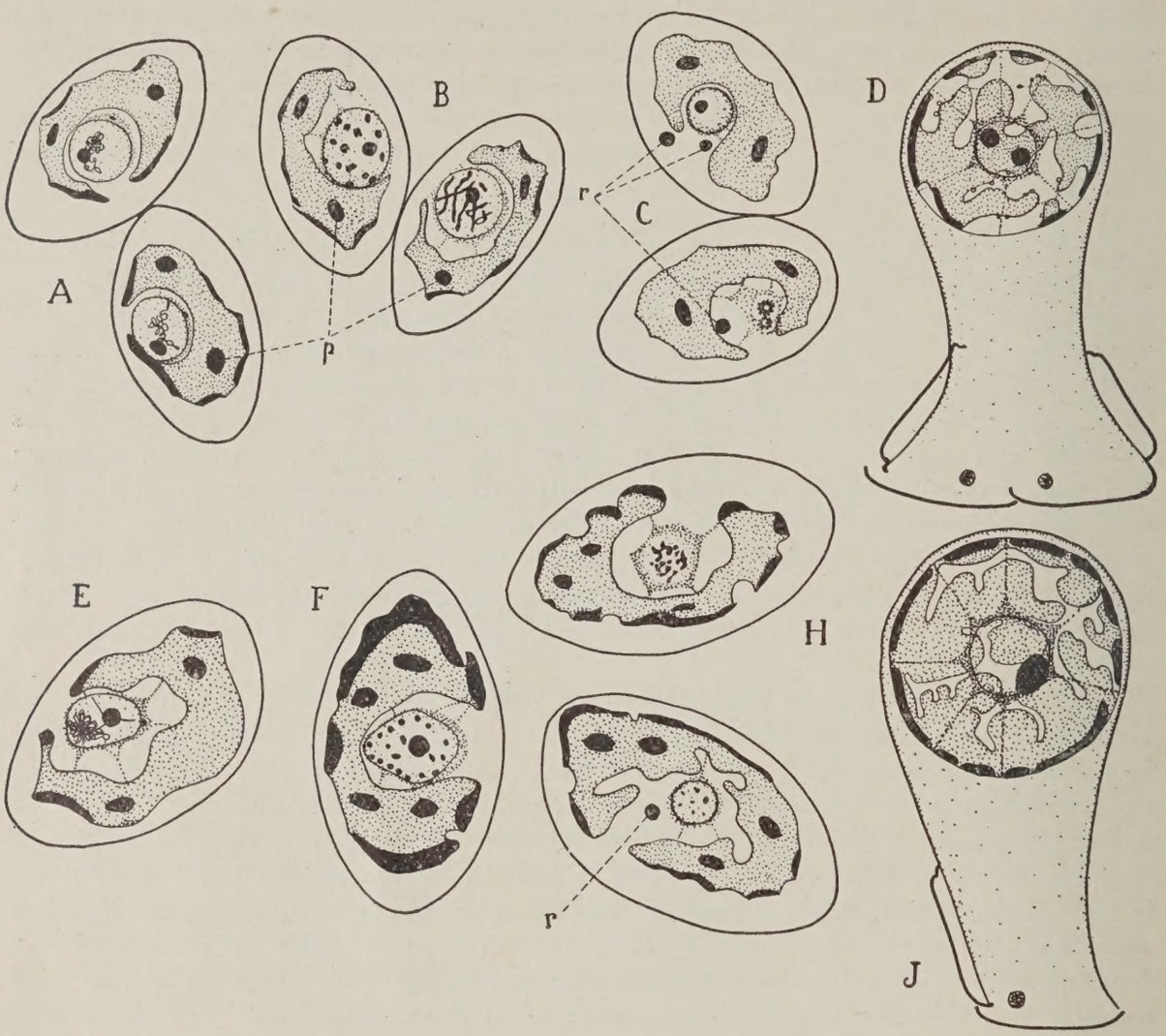


Abb. 1. Auxosporenbildung bei *Cocconeis placentula*; *AD* Var. *klinoraphis*. *E—J* Var. *lineata*. *A* Kern in Synapsis. *B* Links: Diakinese mit Chromosomenpaaren, rechts: frühe Diakinese. *C* unten: Anaphase der zweiten Teilung, oben: zweite Kernteilung vollendet. *D* Junge Auxospore; an der Basis des Gallertstiels die Schalen der Mutterzellen und die beiden Richtungskörper. *E* Beginn der parthenogenetischen Auxosporenbildung, Kern in Synapsis. *F* Diakinese, einfache Chromosomen. *G* Obere Zelle mit dem Kern in Diakinese, untere Zelle nach der ersten Kernteilung; der eine Kern zum Richtungskörper verklumpt, der andere in Interkinese. *H* Metaphase der ersten Teilung. *J* Junge parthenogenetische Auxospore in Profilansicht; am Grund des Gallertstiels der erste Richtungskörper. *p* = Pyrenoide; *r* = Richtungskörper. Nach GEITLER (1927).

Fälle bekannt, wo sowohl „männliche" wie „weibliche" Zellen Azygoten bilden können. Kopulationsschläuche zwischen den Zellen werden gebildet, die aber dauernd geschlossen geblieben sind. Dergleichen Fälle erinnern sehr an die Pseudogamie bei *Solanum*, nach JÖRGENSENS Untersuchungen (1928), wo durch die Pollination Parthenegenesis in einigen Embryosäcken induziert wurde.

Die Azygotenbildung scheint dadurch induziert zu werden, daß die Kopulationsschläuche zwar gebildet wurden, aber nicht zum Ziel geführt haben und

also geschlossen blieben. Oft sieht man wie in zwei parallel orientierten *Spirogyra*-Fäden einige Zellen leiterförmige Kopulation zeigen, dazwischen liegende Zellen aber zur Azygotenbildung übergegangen sind. Dabei läßt sich oft feststellen, daß sowohl „männlich" wie „weiblich" determinierte Zellfäden Azygoten erzeugen können (Abb. 2).

Es ist besonders Klebs (1898), der die Bedingungen der parthenogenetischen Entwicklung der Gameten ermittelt hat. Durch geeignete Temperaturveränderungen, Verdunkelung und Überführung in besondere Nährlösungen ist es ihm gelungen, apomiktische Erscheinungen hervorzurufen.

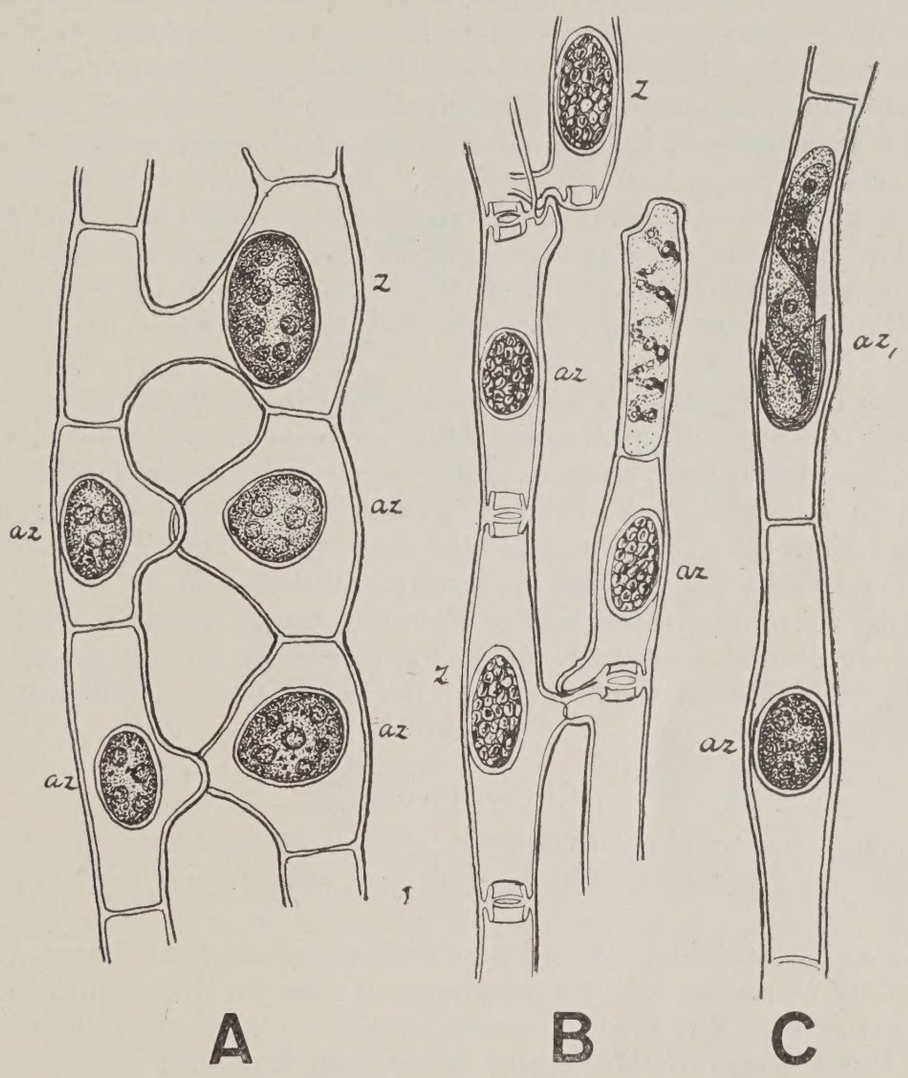


Abb. 2. *A Spirogyra varians, B S. grevilleana, C S. mirabilis. az* Azygoten, az_1 keimender Azygot, *z* Zygoten. *A, C* nach Klebs (1896), *B* nach Kniep (1928).

Einige Beispiele mögen genügen.

In Kopulation begriffene *Spirogyra*-Fäden in 1proz. KN-Lösung gebracht, bildeten zahlreiche Parthenosporen sowohl in den männlichen wie weiblichen Fäden aus. Um eine künstliche Parthenogenesis hervorzurufen, müßte nach Klebs der Inhalt der Zellen eben im Kontraktions-Stadium begriffen sein. Also nicht jede beliebige vegetative Zelle, sondern nur eine solche, die in der Vorbereitung für die Konjugation begriffen ist, kann zur Parthenogenesis genötigt werden.

Andererseits zeigt Faber (1912), daß durch geeignete Kulturbedingungen bei *Sp. tjibodensis* die Azygotenbildung schon auf Stadien ausgelöst werden kann, in denen keine Spur von Kopulationsfortsätzen vorhanden war.

Bei der Chlorophyceen-Gattung *Protosiphon* bilden Zellen die während der Gametenbildung höheren Temperaturen, 25 bis 27°, ausgesetzt werden, Schwärmer, die nicht weiter kopulieren, sondern sich parthenogenetisch entwickeln. Bei Zusatz von ½ bis 1 % Knopscher Nährlösung zu bereits ausgeschlüpften Gameten tritt keine Kopulation ein.

Einen interessanten Fall zeigt *Spirogyra mirabilis*. Es ist seit lange bekannt, daß die Sporen hier ohne Verbindung mit anderen Zellen derselben oder anderer Fäden entstehen. Klebs hat dem Fall eine eingehende Untersuchung gewidmet. Wenn man sterile Fäden in einem Gefäß mit Brunnenwasser der Sonne aussetzt, tritt leicht Azygotenbildung ein. Es ist bemerkenswert, daß die Parthenosporenbildung bei dieser Art von genau denselben Bedingungen abhängt, wie die Zygotenbildung bei normalgeschlechtlichen Arten. Klebs meint, daß das Verhalten der *Sp. mirabilis* ein primitives sei. Von Vorgängern dieser Art sei die Kopulation der übrigen Zygnemaceen herzuleiten. Oltmanns dagegen ist der Ansicht, daß hier eine apogam gewordene Art vorliegt. Auch Ernst vertritt die Meinung, daß sie eine abgeleitete, ungeschlechtlich gewordene Form sei. Um diese Frage zu lösen, ist auch eine cytologische Untersuchung der Art notwendig, die aber bis jetzt noch aussteht. Playfair (1918) hat Kopulation für *Sp. mirabilis* angegeben, es scheint jedoch nicht sichergestellt, daß es sich hier um dieselbe Form handelt.

Es wäre möglich, daß *Sp. mirabilis* eigentlich ein heteroploid gewordener Bastard sei. *Spirogyra*-Bastarde sind schon mehrmals beschrieben. Man könnte sich vorstellen, daß bei der Keimung einer solchen Zygote die Reduktionsteilung unregelmäßig verläuft, wie so oft bei Spezies-Bastarden und schließlich Kerne mit der unreduzierten Chromosomenzahl entstehen. Dies gibt natürlich noch nicht die volle Erklärung, warum die Art apomiktisch sein soll.

Über die Kernverhältnisse bei der Keimung der *Sp. mirabilis*-Sporen kennen wir nichts. In normal-geschlechtlich gebildeten Sporen kommt ja nach Tröndle Reduktions- und Tetradenteilung vor. Bei *Sp. mirabilis* fällt wahrscheinlich die Reduktionsteilung aus.

Chlorophyceen

Eudorina. Die weiblichen Gameten können bei ausbleibender Befruchtung leicht wieder zu vegetativer Teilung gebracht werden und Tochterkolonien erzeugen.

Ulothrix. Azygotenbildung ist hier seit lange bekannt. Durch Übertragen in 0,2 bis 0,5proz. Knops Nährlösung konnte Klebs die Kopulation der Gameten unterdrücken. Ein Teil der Gameten rundete sich ab und bildete Azygoten, die nach Ruhe keimten. Morphium wirkt nach Pascher (1907) in derselben Richtung. Nach Klebs sollen bei der Keimung der Azygoten zwei Keimlinge entstehen (normal 4).

Oedogonium. Angaben über Parthenogenesis finden sich hier und da in der Literatur. Pringsheim fand in einer Kultur von weiblichen *Oedogonium*-Fäden in einigen Fällen Oogonien, die sich weiterentwickelten.

Nicht selten werden Oedogonien mit nur weiblichen Fäden angetroffen. Da die Oogonien derselben einer Befruchtungsöffnung entbehren und die Oogonien sich weiter entwickeln können, ist wohl hier Azygotenbildung anzunehmen (vgl. z. B. Hirn 1900).

Vaucheria. 1920 hat F. v. Wettstein einen Fall von künstlicher, haploider Parthogenesis bei *Vaucheria* beschrieben. Nach den bisherigen, spärlichen Untersuchungen dürfte *Vaucheria*, in Übereinstimmung mit den übrigen Chlorophyceen, als Haplobiont angesehen werden; die Reduktionsteilung erfolgt wahrscheinlich

bei der Keimung der Oospore. Nach Oltmanns ist das Oogonium einkernig. Es gelang nun v. Wettstein durch Anstechen der Oogonien Weiterentwicklung derselben zu induzieren. Die Entwicklung erfolgte aber ohne Oosporenbildung, durch einfaches Auswachsen des Oogoniums. Die Antheridien-Anlagen waren vor der Operation entfernt worden. Die parthenogenetisch entstandenen Fäden waren monöcisch und bildeten auch normale Oosporen aus (Abb. 3).

Interessant ist, daß in derselben Weise behandelte Antheridien auch zu neuen Fäden auswuchsen, die auch Oosporen ausbildeten. Hier läge also gewissermaßen „männliche Parthenogenese" vor.

Charales

Chara crinita ist seit lange als Beispiel für die Entwicklung einer Pflanze aus einem unbefruchteten, haploiden Ei angeführt worden. Es sollte hier also haploide oder sog. echte Parthenogenesis vorliegen. Bekanntlich folgt bei der

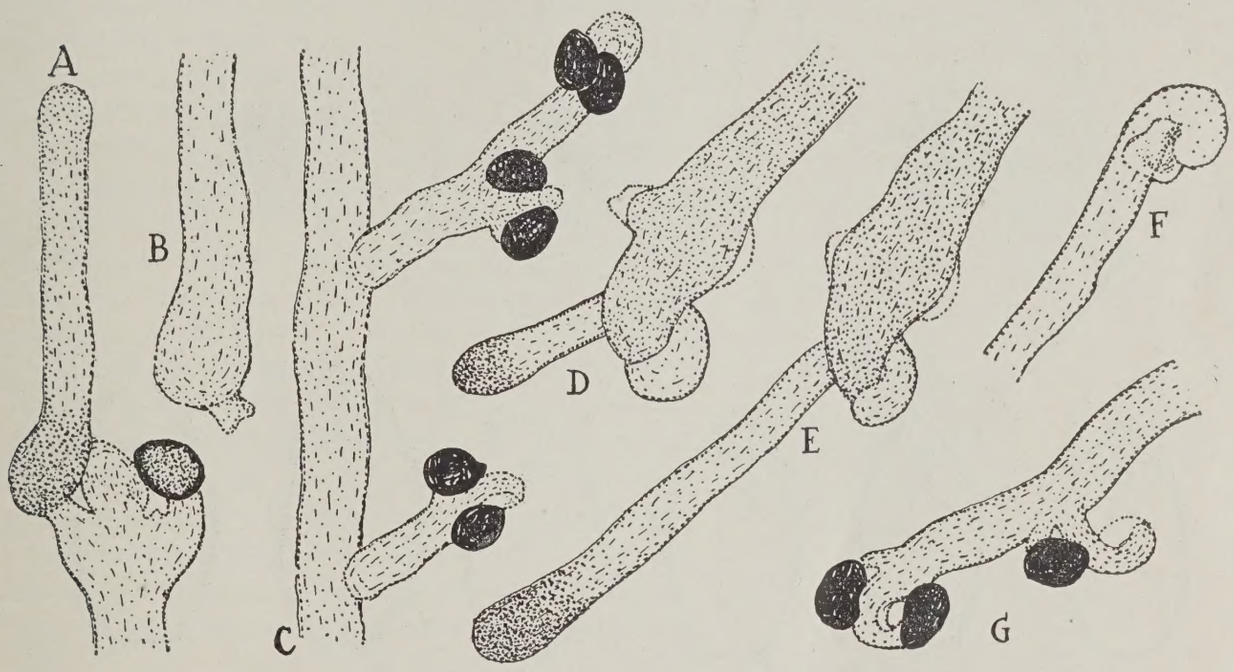


Abb. 3. *Vaucheria hamata*. *A—C* Oogonium-Regenerat. *A* 2 Tage alter Faden, rechts ein absterbendes Oogon, *B* Ausgewachsenes Regenerat, Basalteil, *C* Ausgewachsenes Regenerat mit Sexualorganen. *D—G* Antheridium-Regenerat. *D* 3 Tage nach dem Anstich, *E* 5 Tage und *F*, *G* 19 Tage nach dem Anstich, *F* Basalteil, *G* Sexualorgane. Nach Fr. Wettstein (1920).

Keimung der Zygoten sexueller *Chara*-Arten unmittelbar die Reduktionsteilung in Vereinigung mit Tetradenteilung. Die drei Tetradenkerne degenerieren. Die *Chara*-Pflanze ist demnach haploid.

Ernst hat nun nachgewiesen, daß die Chromosomenzahl dieser Art in Wirklichkeit die diploide ist, jedenfalls doppelt so groß wie diejenige der normalen männlichen und weiblichen Geschlechtspflanzen derselben Art (Abb. 4). Es liegt hier also eigentlich diploide habituelle Parthenogenesis oder Apogamie (nach Ernst) vor. Bei der Weiterentwicklung der Oospore unterbleibt die Reduktionsteilung. Auf die Bedeutung dieses Falles für die Beurteilung der Frage von der Entstehung der Parthenogenesis wird unten näher eingegangen.

Phaeophyceae

Ectocarpus siliculosus ist ein in bezug auf ihre Fortpflanzungsverhältnisse mehrfach untersuchtes, klassisch gewordenes Objekt. Allgemein bekannt sind ja Bertholds Figuren über die verschiedenen Stadien der Gametenkopulation.

Bleibt die Kopulation der Schwärmer aus, so kann Parthenogenesis einsetzen. SAUVAGEAU fand bei *Ect. secundus* reichliche Antheridien-Entwicklung im Juli, weniger im August und später nur noch weibliche Pflanzen. Die von dieser erzeugten Schwärmer setzen sich fest und keimen ohne Befruchtung.

Interessant ist hier die geschlechtliche Stimmung, bzw. die gegenseitige Abstimmung der Gameten aufeinander. M. HARTMANN hat ja hier durch seine wichtigen Experimente eine relative Sexualität festgestellt. Dabei zeigt sich, daß auch „männlich" abgestimmte Schwärmer sich parthenogenetisch entwickeln können.

Bei *Pylaiella* liegt ein Fall vor, wo man vielleicht von diploider Parthenogenesis sprechen könnte. Es gibt haploide und diploide Individuen. Die haploiden

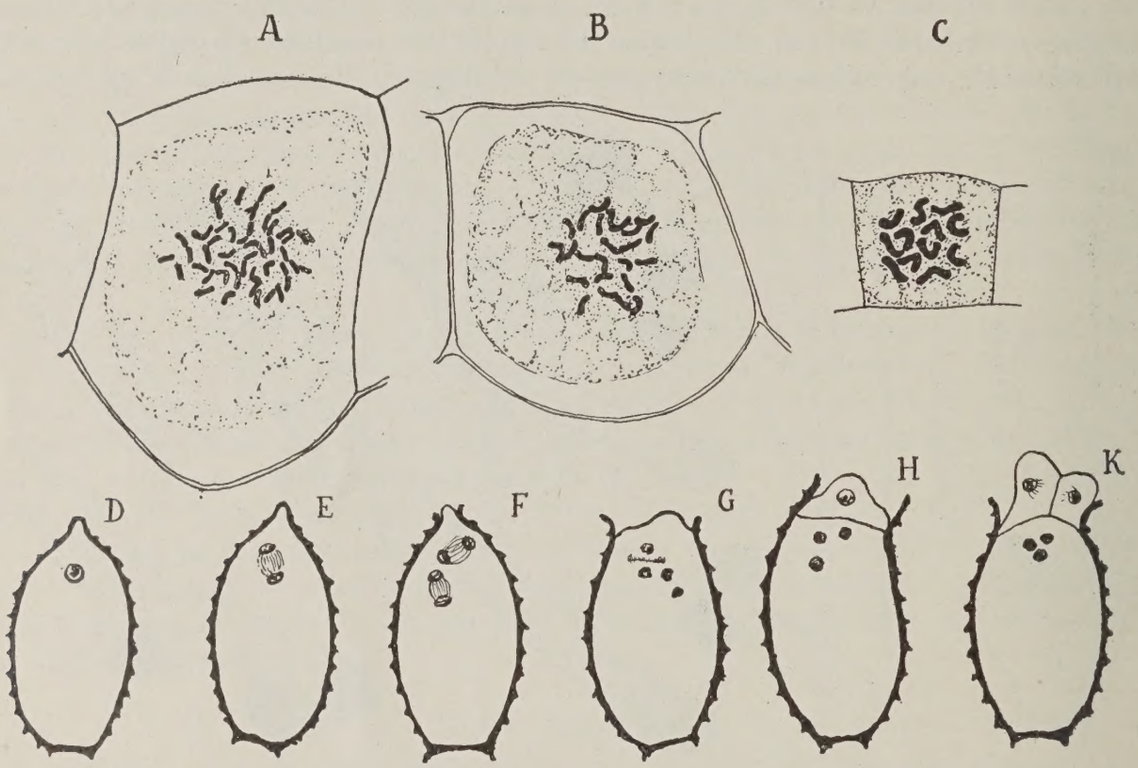


Abb. 4. *Chara crinita*. *A* Anaphasenstadium in einer vegetativen Zelle der parthenogenetischen Form; 48 Tochterchromosomen. *B* Desgleichen von der sexuellen Form; 24 Tochterchromosomen. *C* Kernteilung in einer spermatogenen Zelle der sexuellen Form; 12 Chromosomen. Nach ERNST (1917). *D—K* Schematische Darstellung der Kernteilungsvorgänge bei der Keimung der *Chara*-Zygospore. *E* Reduktionsteilung. *F* Homöotypische Teilung. Nach OELKERS aus ERNST (1917).

erzeugen Schwärmer, die Gameten sind und sowohl zur Zygoten- wie Azygotenbildung übergehen können. Aus der Zygote entstehen diploide Pflanzen, von diesen bilden einige unilokuläre Behälter, die nach einer Reduktionsteilung haploide Schwärmer und aus diesen haploide Geschlechtspflanzen bilden. Andere diploide Pflanzen bilden nur diploide Schwärmer aus, die nicht kopulationsfähig sind, sondern direkt wieder zu diploiden Pflanzen auswachsen. Wenn man diese diploiden Schwärmer als Gameten, die die Kopulationsfähigkeit verloren haben, auffaßt, so würde hier also ein Fall von diploider Parthenogenese vorliegen.

Cutleria. YAMANOUCHI (1912) hat nachgewiesen, daß bei *Cutleria multifida* die Makrogameten, wenn Mikrogameten nicht anwesend sind, schließlich zur Ruhe kommen und nach 24 Stunden Zellteilungen beginnen. Die Kerne teilen sich mit der Haploidzahl 24. Es wird eine *Aglaozonia*-Scheibe gebildet, die auch haploid ist. Bei der Zygotenbildung ist bekanntlich die sich entwickelnde *Aglao-*

zonia diploid und bildet unilokuläre Sporangien aus, wo die Chromosomenreduktion vor sich geht. Leider wurde die Entwicklung der haploiden *Aglaozonia* nicht weiter verfolgt.

Überhaupt sind die Fortpflanzungsverhältnisse bei *Cutleria* derart verwickelt und unklar, daß eine sichere Beurteilung derselben verfrüht erscheint. Ein Fall wie der in Abb. 5 abgebildete, wo an einer *Aglaozonia*-Scheibe ein *Cutleria*-Faden mit ♀-Gametangien sich entwickelt hat, zeigt, daß hier nicht ohne weiteres von einem regelmäßigen Generationswechsel die Rede sein kann. Vielleicht könnte man hier von einer Art Aposporie sprechen.

Church (1898) kommt bei einer Diskussion über die Verbreitung und Entwicklung der *Cutleria*- und *Aglaozonia*-Form zu der Auffassung, daß niedere Temperaturen die parthenogenetische Entwicklung der Schwärmer befördert.

Bei *Dictyota dichotoma* ist Parthenogenesis mehrfach beobachtet worden. Dabei verlaufen die Zellteilungen meistens sehr unregelmäßig und die Keimlinge sterben frühzeitig ab. Williams (1904) hat die Kernteilungen näher verfolgt. Charakteristisch ist, daß während der Prophase keine Centrosomen vorkommen, wie sonst bei befruchteten Eiern. Die Spindelfiguren sind mehrpolig und die Kernteilung resultiert in der Bildung sehr verschieden großer Tochterkerne oder zerfällt in eine Anzahl Zwergkerne.

Fucus. In Übereinstimmung mit Loebs bekannten Versuchen, Seeigeleier künstlich zu parthenogenetischer Entwicklung zu bringen, hat Overton (1913) entsprechende Versuche mit *Fucus*-Eiern angestellt. Nach Behandlung mit Fettsäuren wurden die Eier zur Membranbildung veranlaßt, dann vorübergehend in hypertonisches Seewasser übertragen, wo sie sich zu normalen Keimlingen entwickelten. Leider sind die Versuche nach der Bildung einiger wenigen Zellen abgebrochen. *Fucus* ist ja diplobiontisch, die Eier haploid. Es wäre daher von erheblichem Interesse, das weitere Schicksal solcher parthenogenetischen Pflanzen zu kennen.

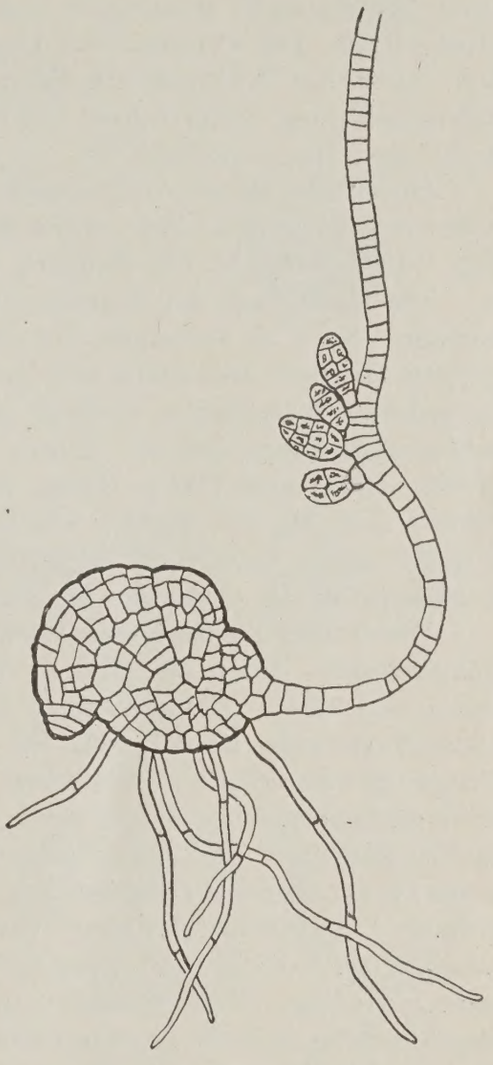


Abb. 5. Mittelbildung zwischen *Aglaozonia* und *Cutleria*: an einer *Aglaozonia*-Scheibe hat sich ein Faden entwickelt, der seitlich einige ♀-Gametangien trägt. Nach Kuckuck, aus Kniep (1928).

Rhodophyceen

Angaben über mutmaßliche Parthenogenesis in dieser Gruppe kommen in der Literatur mehrmals vor, sie sind aber meistens unsicher und vor allem ungenügend cytologisch untersucht.

Bei *Furcellaria fastigiale* hat Rosenvinge (1917) einen sporogenen Faden, von einem sicher unbefruchteten Karpogon ausgehend, beobachtet.

Ein anderes Beispiel gibt *Platoma Bairdii* ab nach Kuckucks Untersuchungen. Bei dieser Pflanze kommen nur weibliche Sexualorgane und Tetra-

sporangien vor, die aber nicht immer auf besonderen Individuen sitzen. Leider ist der Fall noch nicht cytologisch untersucht, so daß eine Entscheidung, ob hier Parthenogenesis vorliegt, unmöglich ist.

Pilze

Phycomyceten

Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung werden als Resultat der Befruchtung Dauersporen (Oosporen und Zygosporen) gebildet, deren Kern natürlich diploid ist. Die cytologische Untersuchung der Keimungsvorgänge steht noch aus, aber am wahrscheinlichsten ist wohl anzunehmen, daß dabei eine Reduktionsteilung unmittelbar bei der Keimung erfolgt. Die Phycomyceten sind wohl also Haplobionten.

Unter den Phycomyceten scheint besonders in der Gruppe der Oomyceten und ganz besonders unter den Saprolegniaceen Parthenogenesis eine ziemlich weitverbreitete Erscheinung zu sein.

Die Sexualität der Saprolegniaceen ist lange sehr diskutiert und umstritten worden. So z. B. verneinte De Bary das Vorkommen einer Befruchtung in der ganzen Gruppe, also nicht nur in den sog. apandrischen Formen, wo die Antheridienbildung ausbleibt, sondern auch in den mit Antheridien und Befruchtungsschläuchen ausgerüsteten Arten. Dieselbe Anschauung vertreten auch Trow (1895—1904) und Davis (1903, 1905). Erst durch die Arbeiten von Claussen (1908) und Mücke (1908) wurde die Befruchtung endgültig festgestellt. Es scheint daher berechtigt anzunehmen, daß in den Fällen, wo die Antheridien Schläuche in die Oogonien einsenden auch eine echte Befruchtung vorliegt.

Unter den parthenogenetischen Formen sind nun in erster Linie alle sog. apandrischen Arten zu nennen, die wohl normale Oogonien aber nie oder sehr selten männliche Sexualorgane entwickeln. Ob die Oosporenbildung hier als Parthenogenesis aufzufassen ist, oder vielleicht etwaige parthenogametische Vorgänge eine solche vortäuschen, ist nicht ohne weiteres klar. Wenn die Oogonien gametangischer Natur sind, so ist zu bemerken, daß die Oosporen zuerst mehrkernig, und erst später einkernig sind. Man könnte daher an einer Vereinigung zweier Kerne in der Oospore denken. Mäckel hat (1928) indessen eine sehr genaue Untersuchung dieser Verhältnisse bei *Saprolognia Thureti* und *mixta* ausgeführt, woraus klar hervorgeht, daß in diesen Fällen haploide Parthenogenesis vorliegt. Jede Oospore enthält nur einen Kern und entwickelt sich ohne irgendwelche sexuelle oder pseudomiktische Vorgänge zu Oosporen. Die Chromosomenzahl war sowohl in den apandrischen, wie sexuellen Formen dieselbe, sehr wahrscheinlich 11. Es liegt demnach haploide Parthenogenesis vor (Abb. 6).

Ob nun dieselbe fakultativer oder habitueller Natur ist, ist eine ziemlich schwer zu beantwortende Frage. Klebs hat nämlich gefunden, daß unter gewissen Bedingungen *Sapr. mixta* keine Antheridien mehr ausbilden kann, während normalerweise ziemlich zahlreiche Oogonien mit Antheridien in Verbindung sein können. Dies deutet nach Klebs auf fakultative Parthenogenesis hin. Doch ist hierzu zu bemerken, wie Winkler anführt, daß bei dieser Spezies auch in der Natur ein Teil der Oogonien parthenogenetisch sich entwickelt. Es könnte die Sache so liegen, wie Mäckel (1928) es ausdrückt, daß eine Rasse regelmäßig, also wohl auf Grund einer inneren Anlage, einen bestimmten Prozentsatz parthenogenetischer Oogonien entwickelt. Durch das Variieren der Außenbedingungen kann dann eine der unter Normalbedingungen in bestimmtem Verhältnis nebeneinander vorhandenen Fortpflanzungsarten eingeschränkt oder unterdrückt werden. Dies wäre doch habituelle Parthenogenesis.

Die Zygomyceten sind dadurch charakterisiert, daß hier jede Gametenbildung unterbleibt und durch Gametangienkopulation ersetzt worden ist.

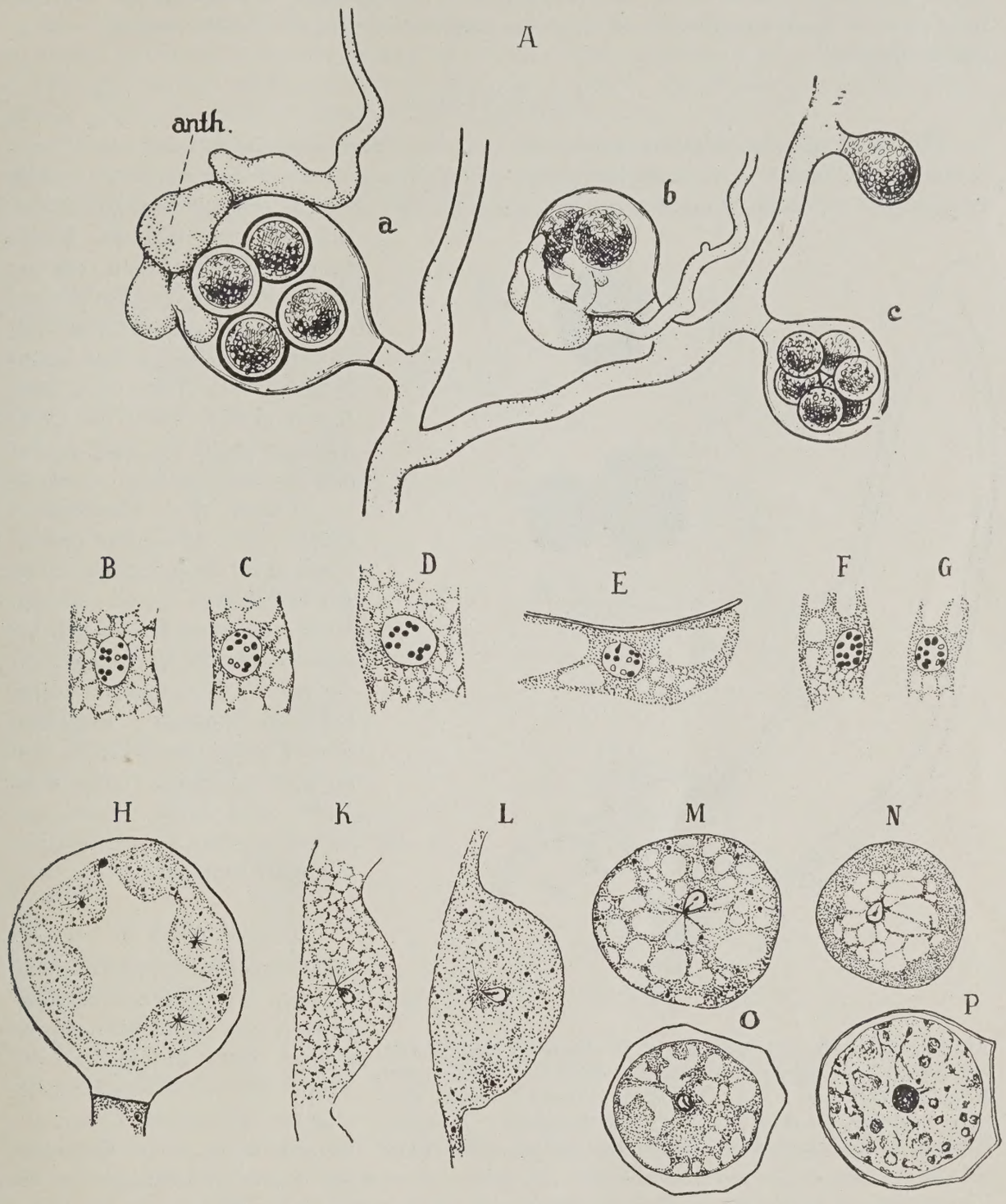


Abb. 6. *A, D—G Saprolegnia mixta, B, C, H—P Saprolegnia Thureti.* *A* Habitusbild, *B, C* Kernplatten aus dem Wandbeleg des Oogons; 11 Chromosomen, *D* Kernplatte aus einem Antheridien tragenden Oogon, *E* aus einem Antheridium; ca. 11 Chromosomen, *F, G* Kernplatten aus apandrischen Oogonien; 11 Chromosomen, *H* Längsschnitt durch ein Oogon mit Eianlagen; degenerierende Kerne; *K, L* Eianlagen in verschiedenen Stadien, *M* junges, *N* älteres Ei, *O* junge , *P* ältere Oogon. *A* nach Klebs (1899), *B—P* nach Mäckel (1928).

Azygotenbildung ist bei den Mucoraceen eine sehr häufige Erscheinung. Einige Formen wie *Zygorrhynchus Vuilleminii*, var. *agama* scheinen überhaupt nur Azygoten zu bilden. Bei anderen kommt sie nur mehr zufälligerweise vor, ent-

weder als einzelne Gametangien oder so, daß die Gametangien, welche sich schon angenähert haben, sich dann ohne Kopulation getrennt weiterentwickeln (Abb. 7). Auch hier fehlt indessen die entscheidende cytologische Untersuchung. Jedenfalls scheint Parthenogenese nicht ganz ausgeschlossen als Erklärung der „Azygotenbildung".

Ascomyceten

In der Gruppe Protoascomycetes ist Parthenogenesis eine weit verbreitete Erscheinung. Gute Beispiele dafür geben die Saccharomyceten. Alle Gradationen von beginnender Kopulation zwischen zwei Zellen, die sich berühren, aber nie zur offenen Kommunikation kommen, bis zur Ascus-Bildung aus isolierten, einkernigen vegetativen Zellen sind vertreten. Parthenogenesis st von Guillermond (1909) auch bei *Eremascus* (Abb. 8) und *Endomyces* beschrieben worden.

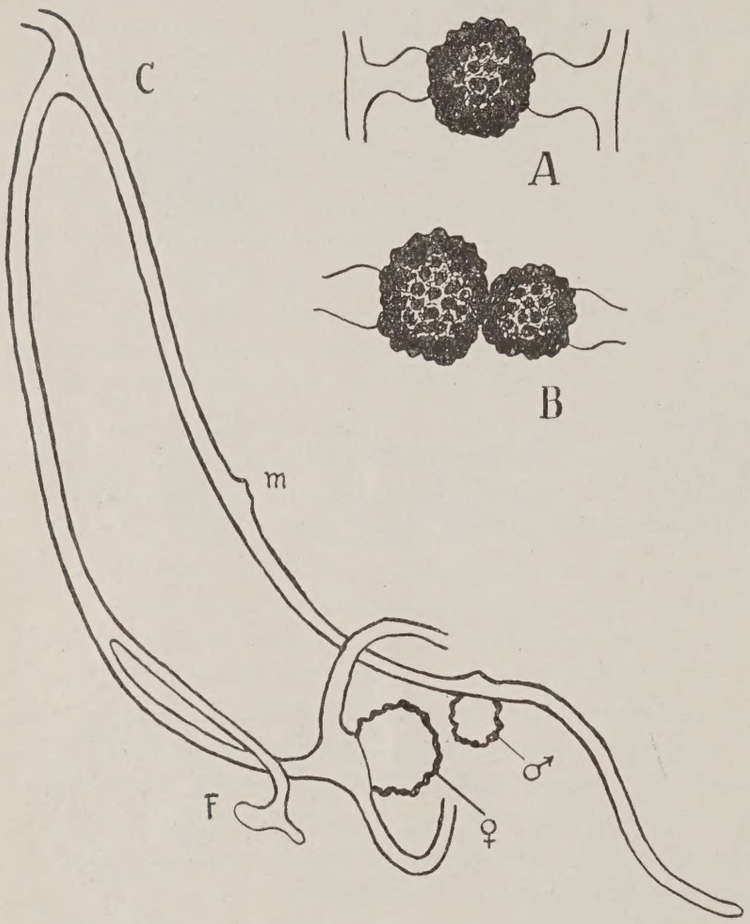


Abb. 7. *A, B Mucor silvaticus. A* Normale Zygote. *B* zwei Azygoten, hervorgegangen aus den beiden Gametangien. Nach Hagem, aus Kniep (1928). *C Absidia spinosa.* Azygotenbildung aus dem ♀ und ♂-Gametangium; *m* männliche, *f* weibliche Hyphe. Nach Blakeslee, aus Kniep (1928).

Unter den Euascomyceten ist Ascogonentwicklung ohne Beteiligung eines Antheridiums nicht selten. In den meisten Fällen erfolgt eine Paarkernbildung, jedoch durch Parthenogamie oder ähnliche Prozesse. Angaben über Perithecienbildung von Einspormycelien (Nichols 1896) sind noch derart unsicher, daß ein Urteil darüber verfrüht erscheint.

Basidiomyceten

Charakteristisch für diese Gruppe ist, daß der Sexualprozeß eine Rückbildung erfahren hat, indem an die Stelle differenzierter Sexualorgane vegetative Zellen getreten sind. Die Oogamie ist durch Somatogamie ersetzt worden.

Durch die Untersuchungen von Kniep (1911—1923) u. a. ist die Entwicklungsgeschichte, im besonderen die der Hymenomyceten derart gut ausgeklärt, daß man ein ziemlich übersichtliches Bild des Entwicklungsprozesses bekommen kann. Aus der Basidiospore entwickelt sich ein Einkernmycel; es folgen Anastomosenbildungen zwischen zwei verschiedenen Einkernmycelien — Paarkernmycel mit konjugierter Kernteilung und Schnallenbildung — junge Basidien mit zwei primären Basidienkernen — Verschmelzung derselben zum sekundären Basidienkern (Karyogamie) — Reduktionsteilung und Bildung von vier Basidiesporen mit haploiden Kernen.

Abweichungen von diesem Normaltypus kommen oft vor. Hier interessieren uns vorwiegend solche Fälle, wo haploide Fruchtkörperbildung und zweisporige Basidien angegeben werden.

Kulturversuche mit gemischtgeschlechtlichen Basidiomyceten haben ergeben, daß auch Einspormycelien, ohne mit einem anderen Mycel in Verbindung zu treten, zur Fruchtkörperbildung gelangen können. Die Zellen sind doch paarkernig geworden, durch Kernteilung ohne Zellteilung u. dgl.

Bei heterothallischen Pilzen sind auch Fruchtkörperbildungen auf Einspormycel mehrfach angetroffen. Das interessante dabei ist, daß diese Fruchtkörper haploid waren, so z. B. bei *Schizophyllum commune*, *Armillaria mucida*,

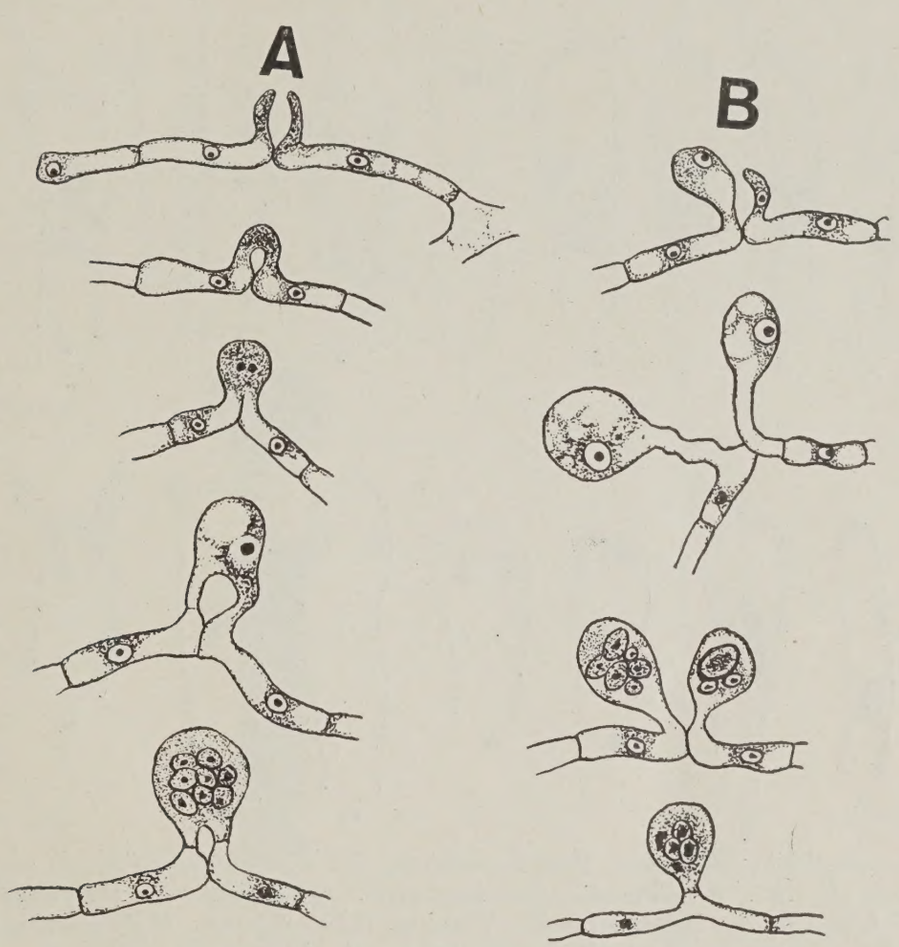


Abb. 8. *Eremascus fertilis*. *A* Kopulationsstadien und normale Ascusbildung, *B* verschiedene Stadien von apomiktischer Ascusbildung. Nach Guillermond (1909).

Collybia tuberosa (Kniep 1927). Die weitere Untersuchung hat ergeben, daß die Basidien dennoch viersporig waren. Obwohl eingehende cytologische Untersuchungen noch fehlen, sprechen doch die genetischen Data sehr für die Richtigkeit der Annahme Knieps, daß bei ihnen in der jungen Basidie nur ein einziger Kern vorhanden war und also die Verschmelzung von primären Kernen ausfällt. Experimentelle Data ergaben nämlich, daß die 4 Sporen einer Basidie genotypisch übereinstimmen. Die beiden Teilungen des Basidienkerns sind also Äquationsteilungen.

Arten mit zweisporigen Basidien haben sich in gewissen Fällen als somatogen apomiktisch ergeben. Doch muß hervorgehoben werden, daß viele Hymenomyceten mit zweisporigen Basidien auch ein normales Paarkern-Mycel besitzen kann.

Bauch (1926) hat eine eingehende Untersuchung über zweisporige Basidien bei *Camarophyllus virgineus* ausgeführt. Dieser Pilz kommt in zwei Rassen vor, einer viersporigen und einer zweisporigen. Die erstere Rasse folgt in ihrer Entwicklungsgeschichte dem üblichen Schema, mit Paarkernstadium, Reduktionsteilung usw.

Die Fruchtkörper der zweisporigen Rasse besitzen in allen Teilen der Gewebe einkernige Zellen ohne Schnallen. In der jungen Basidie findet sich nur ein einziger Kern. Während der Prophase kommt ein Synapsisstadium vor „aber keine Diakinese". In der Anaphase der Kernteilung sind nur 4 Chromosomen vorhanden, sowie in den entsprechenden Stadien der viersporigen Rasse. Es werden zwei Tochterkerne für die beiden Sporen gebildet (Abb. 9).

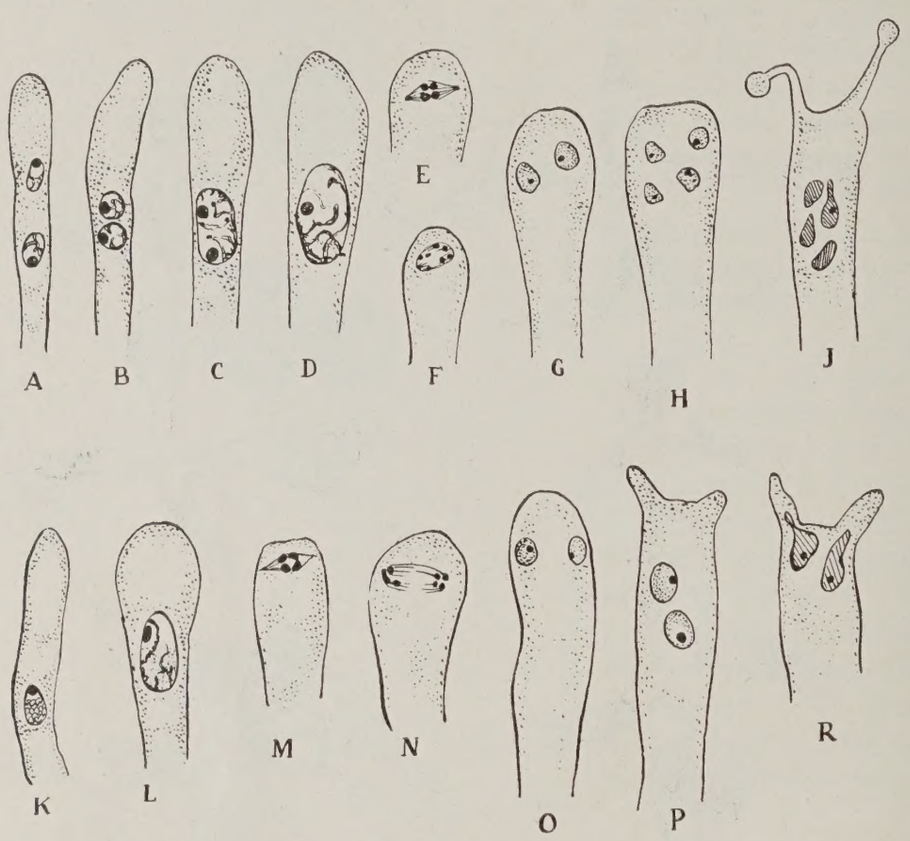


Abb. 9. *Camarophyllus virgineus*. Basidienbildung der viersporigen (*A*—*J*) und der zweisporigen Rasse (*K*—*R*). *A*, *B* Primäre Basidienkerne. *C* Karyogamie. *D* Synapsis. *E* Metaphase und *F* Anaphase der heterotypischen Teilung. *G* Interkinese. *H* Ruhekerne der zweiten Teilung. *J* Wanderung der Kerne in die Sterigmen. *K* Primärer Basidienkern. *L* Synapsis. *M* Metaphase. N Anaphase. *O*, *P* Ruhekerne. *R* Eintritt der Kerne in die Sterigmen. Nach Bauch (1926).

Diese Befunde sind wohl so zu deuten, daß die zweisporigen Fruchtkörper auf „parthenogenetischem" Wege aus haploidem Einkernmcyel entstanden sind. Die Teilung des Basidienkerns ist keine Reduktionsteilung und die zweite Teilung fällt aus. Es ist nun höchst auffallend, daß die haploiden Fruchtkörper von *Camarophyllus virgineus* in der Natur nicht weit entfernt von der diploiden Normalform gefunden werden. Gelegenheit zur Kopulation zwischen geschlechtsverschiedenen Mycelien sind also in der Natur schon gegeben. Das Ausbleiben der Diplophase in der zweisporigen Rasse macht es sehr wahrscheinlich, daß es sich hier um eine besondere Rasse handelt, die sich infolge von Geschlechtsverlust jetzt getrennt erhält und nicht nur deshalb haploid sich entwickelt, weil der andere Partner zufällig fehlt. Diese Erscheinung wäre also mit der habituellen Parthenogenesis analog.

Es gibt nun mehrere ähnliche Fälle von somatogener Apomixis unter den Basidiomyceten. Die cytologischen Data sind jedoch nicht klar genug, um ein Urteil über die Art der Apomixis zu treffen, ob haploid, ob diploid.

Maire (1911) und Fries (1911) haben für *Hygrophorus conicus* einen interessanten Fall beschrieben, der doch noch nicht in allen Punkten ganz klar vorliegt.

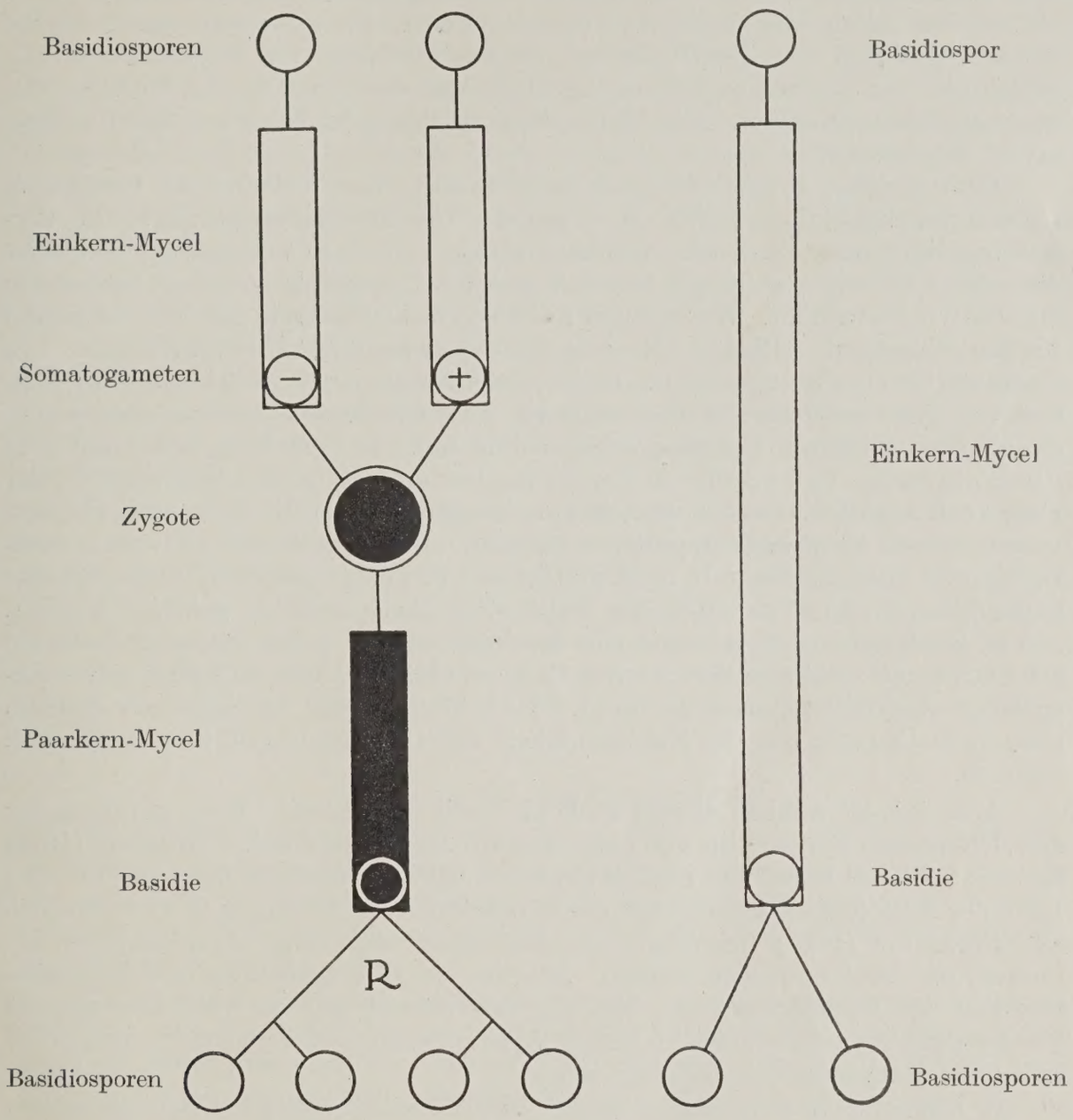


Abb. 10. Schematische Darstellung des Kernphasenwechsels der viersporigen und der zweisporigen Rasse von *Camarophyllus virgineus*. In dem Schema bedeutet, wie in allen folgenden schwarz ausgefüllt die diploide Phase, weiß die haploide Phase. Einzelne Zellen sind als Kreise, als richtige Generationen der Individuen auftretende Entwicklungsstadien durch langgestreckte Rechtecke gekennzeichnet. *R* Ort der Chromosomenreduktion (vgl. auch Hartmann, 1929).

Das Mycel ist hier zuerst zweikernig, da die Basidiosporen kurz nach ihrer Bildung zweikernig werden. Im subhymenialen Gewebe und in der jungen Basidie ist dagegen nur ein einziger Kern vorhanden. Ob nun diese Einkernigkeit durch eine Verschmelzung von zwei Kernen entsteht oder die Kerne durch Wandbildung voneinander getrennt werden, läßt sich nicht sicher entscheiden. Im ersteren

Falle hätten wir hier mit diploider Apomixis zu rechnen; am wahrscheinlichsten liegt wohl haploide Apomixis vor.

Uredineen

Innerhalb dieser Pilzgruppe herrscht bekanntlich eine außerordentlich große Mannigfaltigkeit betreffs des Entwicklungsganges der einzelnen Arten. Bei der Entstehung der Aecidien ist in vielen Fällen eine Cytogamie nachgewiesen worden, wodurch also die Diplophase eingeleitet wird. Die Reduktionsteilung findet bei der Teleutosporenkeimung statt und resultiert in der Bildung von vier haploiden Sporidien. Die Haplophase ist demgemäß nur auf das Aecidienmycel beschränkt.

Eine wichtige Frage stellt sich sogleich ein. Was bedeutet die Cytogamie bei der Aecidienbildung? Wie ist es mit der Geschlechterverteilung? Die Vermutung liegt nahe, daß die Aecidienbildung von dem Vorhandensein zweier differenter Mycelien abhängig ist, daß also die Cytogamie zwischen ungleichen Mycelästen stattfindet. Wir können natürlich nicht allzuweit auf diese wichtigen Fragen eingehen. Einige interessante experimentelle Untersuchungen von Craigie (1927) mögen genügen. Er hat Infektionsversuche mit isolierten Sporidien von *Puccinia Helianthi* vorgenommen. Es entwickelten sich Einspormycelien, die aber zunächst nur Spermogonien ausbildeten. In dem Falle aber, daß zwei Einspormycelien miteinander in Berührung kamen, entstanden in etwa 50 % der Fälle auch Aecidien. Daraus ist wohl zu schließen, daß für die Cytogamie Hyphen verschiedenen Ursprungs kopulieren müssen. Die Aecidiensporen waren zweikernig, wie normal. Craigie fand weiter, daß von den Einspormycelien, die also haploid waren, in etwa 40 % der Fälle schließlich Aecidien gebildet wurden. „In at least some of these aecia the aecidiospores are uninucleated." Indessen geht aus einem späteren Bericht von Craigie (1928) hervor, daß auch diese verspäteten Aecidien zweikernig waren. Hier könnte man an Apomixis denken, aber nach Craigie soll die Zweikernigkeit auf Cytogamie mit Spermatiemycel beruhen.

Apomixis ist wohl in diesem Falle also sehr zweifelhaft. Doch gibt es unter den Uredineen Typen mit völligem Ausfall der Diplophase. Moreau (1914) hat das bei einer Form von *Endophyllum Euphorbiae silvaticae* beschrieben. Der Kern der Aecidiospore ist haploid und teilt sich bei der Keimung in vier. Ebenso hat Poirault (1915) bei *End. Centranthi rubri* einkernige Aecidiosporen gefunden, die zwei Sporidien bilden. Dies ist ein Gegenstück zu den haploiden Basidien der Hymenomyceten, und die Erscheinung könnte wohl als haploide Parthenogenesis oder vielleicht besser Apogamie angesehen werden, da sowohl Cyto- wie Karyogamie ausgefallen ist.

In *Gymnoconia interstitialis* findet nach Dodge (1924) bei der Sporidienbildung nur eine Kernteilung statt und das Promycel ist nur zweizellig, anstatt normal vierzellig. Die entstehenden Aecidiosporen sind einkernig. Dieser Fall deutet auch Apomixis an.

Das Vorkommen von zweizelligen Promycelien bei Uredineen braucht jedoch nicht immer auf eine haploid-apomiktische Entwicklung hinzudeuten. Lindfors (1924) hat ja u. a. bei *Puccinia Arenariae* zweizellige Promycelien aus sicher diploiden Teleutosporen gefunden.

Aus der obigen kurzen Übersicht und trotz der großen Lückenhaftigkeit der vorliegenden Untersuchungen, besonders in bezug auf die Kernverhältnisse, geht jedoch zur Genüge hervor, daß apomiktische Vorgänge unter den Thallo-

phyten eine gar nicht seltene Erscheinung sind und zudem eine große Mannigfaltigkeit zeigen.

Da die Haplophase hier eine besonders hervortretende Erscheinung ist, so ist wohl auch verständlich, daß Fälle von haploider Parthenogenesis nicht selten sind.

Meistens handelt es sich hier um fakultative oder induzierte Apomixis. Bemerkenswert sind auch die zwar nicht allzu zahlreichen genau untersuchten Fälle von habitueller diploider Apomixis, die ein Gegenstück zu den bei höheren Pflanzen vorkommenden ausmachen. Hier wie dort zeigen die meiotischen Vorgänge Störungen. Da ist vor allem auf *Cocconeis placentula* hinzuweisen, wo die Gemini-Bildung unterbleibt und durch Äquationsteilung ersetzt worden ist.

Fälle von habitueller haploider Apomixis sind auch nachgewiesen z. B. bei *Camarophyllus virginica* u. a. Hymenomyceten. Dabei ist besonders interessant, daß die Tetradenteilung, d. h. in diesem Falle Vier-Sporbildung, sich als eine von der Reduktionsteilung unabhängige Erscheinung gezeigt hat. Haploide Basidien können sowohl vier- wie zweisporig sein.

Bei Formen wo haploide und diploide Generationen abwechseln, wie bei *Cutleria*, könnte man, bei vorhandener Apomixis, Apogamie resp. Aposporie, in Analogie mit den höheren Pflanzen erwarten. Leider sind eben hier die cytologischen Belege sehr lückenhaft und unsicher, um eine bestimmte Auffassung zu ermöglichen.

Bei den Phaeophyceen *Dictyota dichotoma* und *Padina Pavonia* ist das Vorkommen von Keimlingen aus einkernigen Tetrasporenmutterzellen angegeben worden (vgl. Reinke (1878), Williams (1904)). In solchen Fällen und ganz besonders, wenn ein Sporophyt-Individuum überhaupt keine Tetradenteilung im Tetrasporangium zeigt, könnte man auf aposporische Vorgänge schließen und also Analogien zu der Abwechselung von aposporischen und apogamen Vorgängen bei den Farnen finden. Aber auch in diesem Falle fehlen die notwendigen cytologischen Daten.

Apomixis bei den Cormophyten

Apomiktische Vorgänge bei den höheren Pflanzen sind bis jetzt nur bei den Farnen und Angiospermen sicher nachgewiesen worden. Die früheren Angaben von Apomixis bei Moosen und Gymnospermen haben sich entweder als irrtümlich erwiesen oder sind derart unsicher begründet, daß sie hier nicht weiter berücksichtigt werden sollen.

Unter den Farnen und Angiospermen gibt es nun mehrere sowohl experimentell, wie cytologisch genau analysierte Fälle, welche ein näheres Verständnis dieser interessanten Erscheinungen zulassen. Die genannten Pflanzengruppen unterscheiden sich indessen von den Thallophyten in einer für die Ausgestaltung und den Verlauf der Apomixis wichtigen Hinsicht, indem die Sporophytengeneration hier die vorherrschende ist, während die Gametophytengeneration mehr oder weniger stark reduziert ist. Bei den Farnen sind die beiden Generationen noch frei und selbständig, obwohl die Haplophase immer mehr zurücktritt. Bei den Angiospermen ist der Gametophyt für seine Entwicklung ganz auf den Sporophyt angewiesen, ja man kann sagen, daß er schließlich als ein Organ des Sporophyten angesehen werden darf.

Pteridophyten

Die Farne bieten eine Reihe interessanter Typen apomiktischer Embryobildung dar. Echte oder haploide Parthenogenesis dürfte zwar kaum oder sehr selten vorkommen, dagegen ist diploide Parthenogenesis und vor allem Apogamie,

sowohl haploide wie diploide bei einer Anzahl genauer untersuchter Fälle beschrieben worden. Eine große Anzahl als „apogam" angegebene Arten sind noch nicht cytologisch untersucht worden, werden sich aber aller Wahrschein-

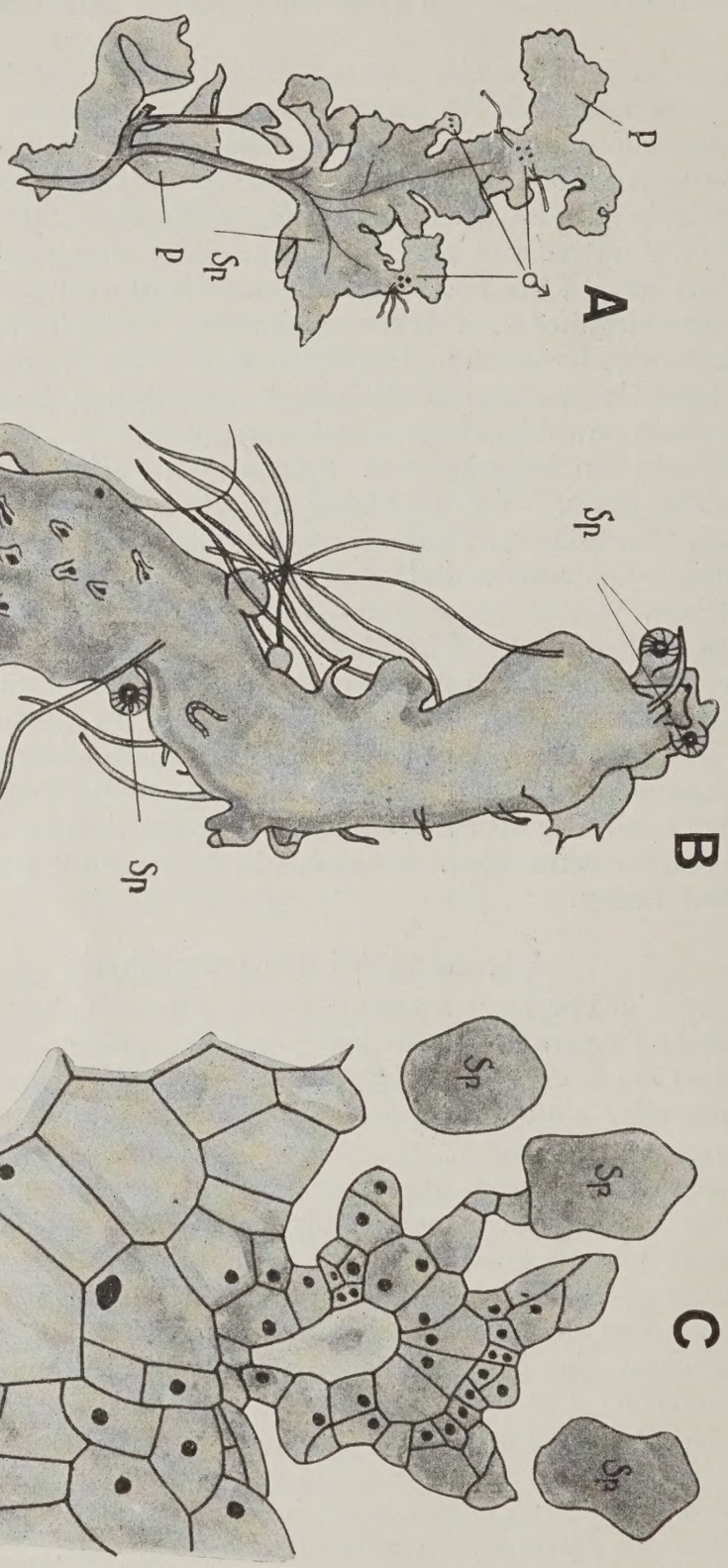


Abb. 11. *A Nephrodium pseudomas* var. *cristatum*. Prothallium mit apogam gebildetem Sporophyt, der in aposporer Prothalliumbildung übergeht. *B N. dilatatum* var. *cristatum gracile*. Prothalliumauswuchs, der Sporangien und an der Basis Archegonien trägt. *C Scolopendrium vulgare*. Sporangien von den Wandzellen des Archegoniums auswachsend. Nach Lang (1898).

lichkeit nach als diploid apogam herausstellen. Bekanntlich verläuft die ontogenetische Entwicklung bei den Farnen wesentlich anders als bei den meisten übrigen Pflanzengruppen. Die Farne sind durch einen ausgeprägten, antithetischen Generationswechsel gekennzeichnet, mit selbständigen Gametophyt-,

resp. Sporophytindividuen, die beide ihre eigenen Fortpflanzungsorgane entwickeln. Die Chromosomenreduktion tritt bei der Sporenbildung ein. Wenn nun die geschlechtliche Fortpflanzung wegfällt und durch Apomixis ersetzt wird, sind verschiedene Fälle denkbar. Es hat sich dabei herausgestellt, daß eine enge Beziehung zwischen Apomixis und Aposporie besteht. Wenn dann ein haploides Farnprothallium durch Parthenogenesis oder Apogamie einen Sporophyten bildet, so muß dieser haploid werden, soweit nicht irgendwo im Prothallium eine Kernverdoppelung stattgefunden hat. Andererseits dürfte aber in vielen Fällen die Aposporie sogar als der primäre Vorgang anzusehen sein: aus irgendeiner Ursache könnte die Reduktionsteilung und Sporenbildung eliminiert worden sein. Die aposporisch auswachsenden Prothallien sind dann diploid und bilden ihrerseits neue Sporophyten durch Apogamie, resp. Parthenogenesis.

Schon frühzeitig wurde die Aufmerksamkeit der Forscher auf die apomiktischen Vorgänge bei den Farnen gelenkt. Farlow (1874) ist einer der ersten, der klar den wahren Unterschied zwischen einer apogamischen und einer durch Befruchtung entstandenen Embryobildung erkannt hat. Durch zahlreiche spätere Untersuchungen wurde es klar, daß die apomiktischen Vorgänge keineswegs seltene Erscheinungen unter den Farnen sind, sondern in den verschiedensten Gruppen auftreten. Die Grenzen zwischen Gametophyt und Sporophyt scheinen dabei oft aufgehoben zu werden, und die beiden normal so streng unterscheidbaren Generationen in oft staunenswerter Weise verwischt.

Ein ziemlich einfacher Fall liegt in *Nephrodium pseudomas* var. *cristatum* vor (Abb. 11 A). Auf dem Prothallium entsteht ein Auswuchs, der Sporophytencharakter zeigt, aber frühzeitig bilden sich an den Rändern der ersten Blätter aposporische Prothallien. Bei *Nephrodium dilatatum* werden Sporangien auf einem Auswuchs des Prothalliums gebildet (Abb. 11B). Ja Lang hat beobachtet, wie bei *Scolopendrium vulgare* Sporangien von den Halszellen eines Archegoniums heraussproßten (Abb. 11 C). Die charakteristischen Erscheinungstypen der beiden Generationen scheinen ganz regellos ineinander einzugreifen.

Zur Aufklärung der verwickelten Frage hat nun die cytologische Bearbeitung wesentlich beigetragen. Da sind vor allem die eingehenden Untersuchungen von Farmer und Digby zu nennen, deren Resultate in späteren Arbeiten von Yamanouchi, Allen, Steil u. a. weiter verfolgt und mit neuen Gesichtspunkten ausgebaut wurden.

Einige besonders instruktive Fälle von Apomixis unter den Farnen sollen unten kurz besprochen werden.

Parthenogenesis. Sichere Fälle von haploider Parthenogenesis sind bei den Farnen nicht bekannt. Dagegen sind mehrere Formen mit diploid-parthenogenetischer Embryobildung genau untersucht worden.

Ein solcher Fall ist die von Farmer und Digby untersuchte *Athyrium Filix-foemina* var. *clarissima* Bolton. Hier werden die Gametophyten apospor aus somatischen Zellen der Blattspitzen oder des Sorusgewebes gebildet. Die Sporangien sind steril. Archegonien und Antheridien werden in normaler Weise auf den Prothallien ausgebildet. Die Spermatozoiden sind beweglich und dringen in den Archegoniumhals hinein, gelangen jedoch nie in das Ei hinein. Eine Befruchtung findet nicht statt. Die Chromosomenzahl beträgt etwa 84, dieselbe Zahl findet man bei der ersten Teilung des Eies, ein Beweis dafür, daß eine etwaige Befruchtung nicht stattfindet. Dieselbe Zahl kehrt auch in den Sporophytenzellen wieder. Da die typische Form dieser Spezies 38 bis 40 als haploide Chromosomenzahl führt, ist es wohl am richtigsten, diesen Vorgang als diploide Parthenogenesis zu bezeichnen (Abb. 12).

Von großem Interesse ist der Nachweis, daß der Gametophyt, obwohl hier diploid, doch im Stande ist, anscheinend normale Geschlechtszellen auszubilden. Dies erinnert an die diploiden Keimzellbildungen aposporisch entstandener

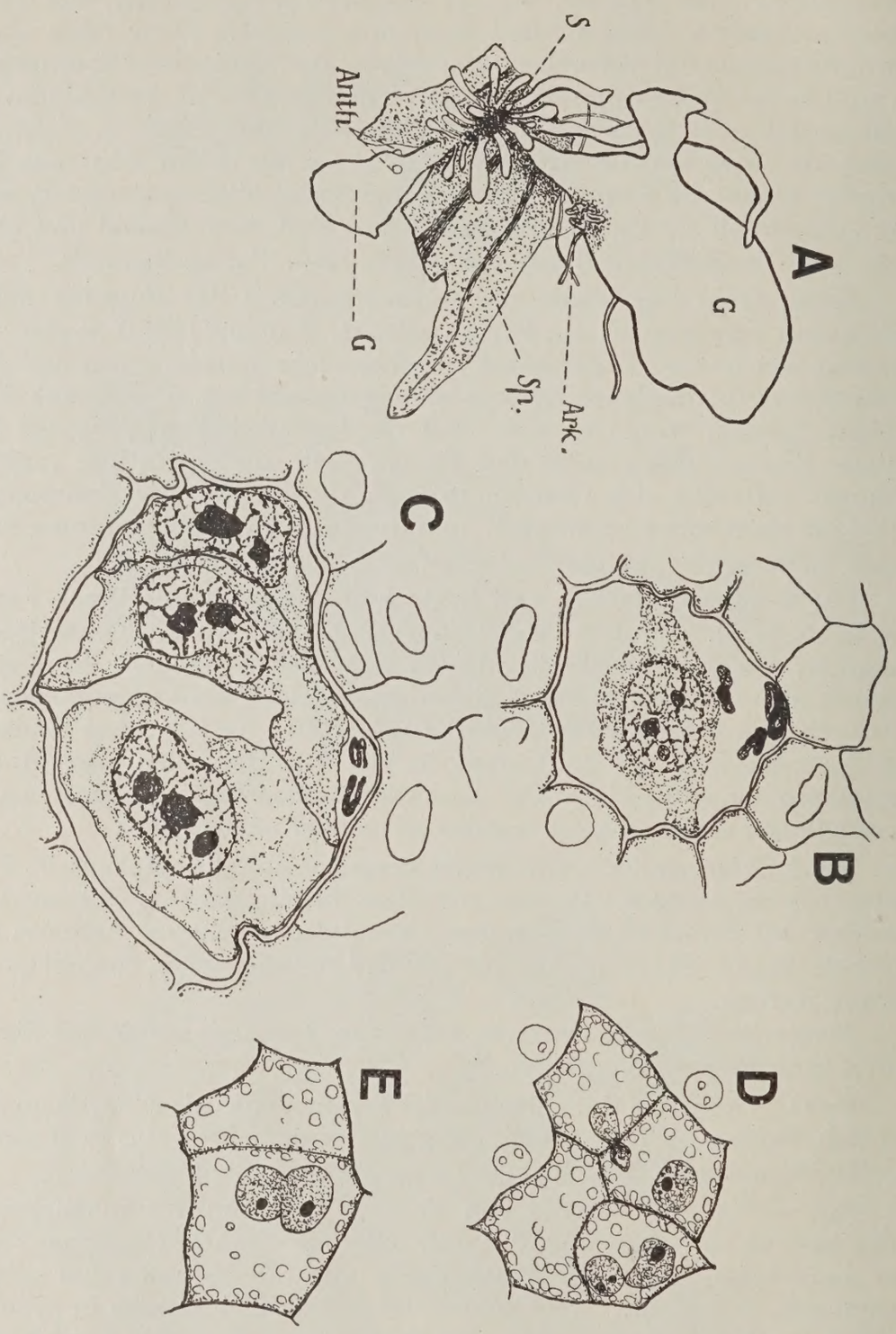


Abb. 12. *A Athyrium Filix-foemina* var. *clarissima* Jones. Sporangie-Sorus (*S*) mit apospor gebildeten Prothallien (*G*); *Anth* Antheridien, *Ark* Archegonien, *Sp* Blattstück von dem Sporophyten. *B, C A. Filix-foemina* var. *clarissima* Bolton. *B* Eizelle des Archegonium mit eingedrungenen Spermatozoiden. *C* Parthenogenetisch gebildete Embryoanlage. *D, E Nephrodium pseudo-mas* var. *polydactylum*. Prothalliumzellen mit Kernübertritt. *A* nach Bower (1923), *B—E* nach Farmer und Digby (1907).

Moosgametophyten (vgl. Marchal, Fr. v. Wettstein). *Scolopendrium vulgare* var. *crispum Drummondiae* verhält sich im Prinzip gleich.

In *Marsilia Drummondii* liegt auch ein Fall von diploider Parthenogenesis vor, der sich jedoch in bezug auf die Sporenbildung von den vorigen Typen unterscheidet. Hier kommt es, wie Strasburger (1907) gezeigt hat, zur Sporenbildung, obwohl eine regelrechte Reduktionsteilung nicht vorkommt. Der Kern der Sporenmutterzelle zeigt ein Synapsis-Stadium, geht dann aber meistens zu einer vege-

tativen Teilung über. Gemini-Bildung findet gewöhnlich nicht statt. Nach den Figuren in STRASBURGERS Arbeit zu schließen, deuten einige Teilungsstadien auf sog. semiheterotypische Kernteilung. Die Zahl der Chromosomen in den somatischen Zellen des Sporophyten ist 32, so wie in den amphimiktischen *Marsilia*-Arten. Dieselbe Zahl findet man auch während der Tetradenteilung der Sporenmutterzellen. Es entstehen also diploide Makrosporen, die in gewöhnlicher Weise

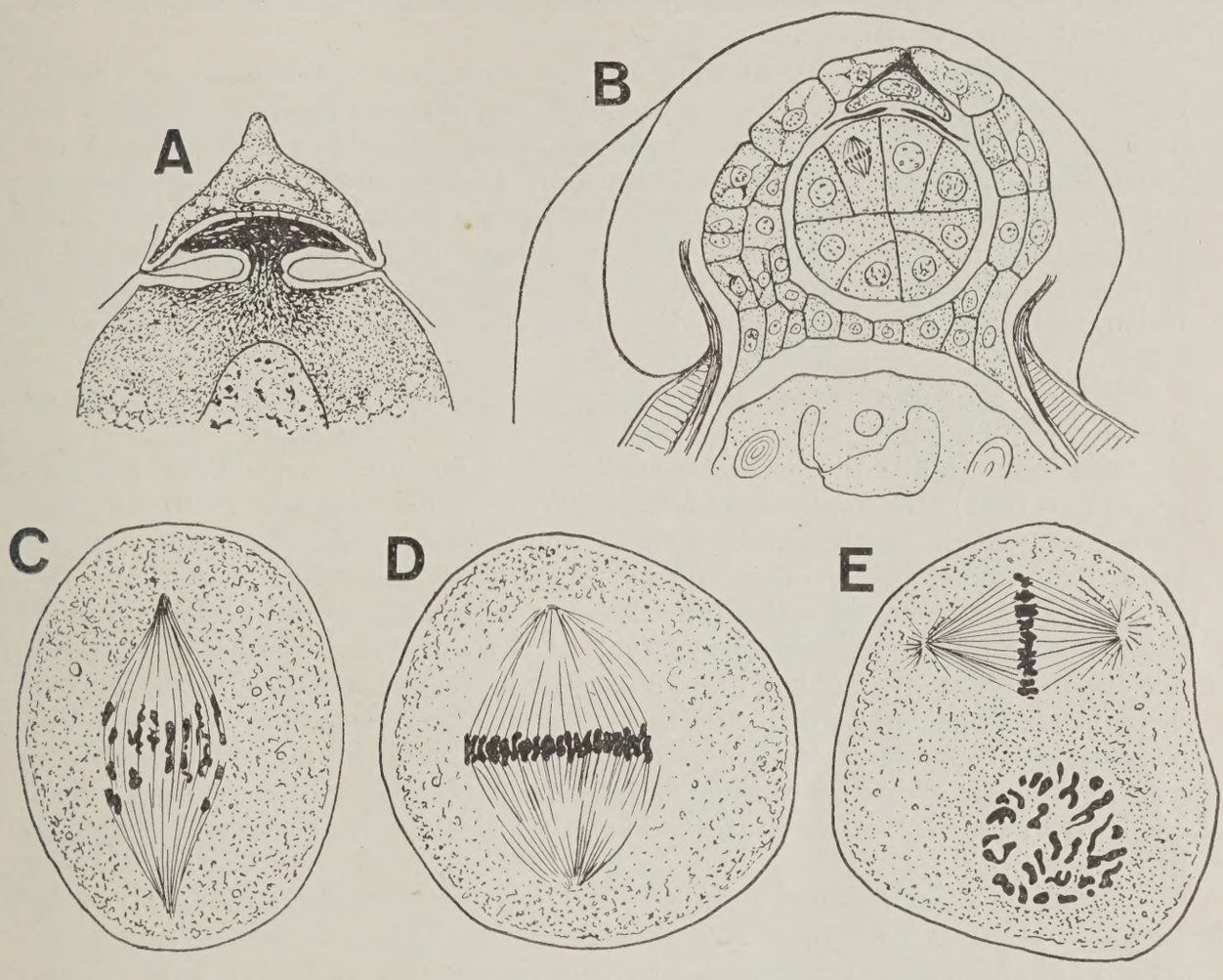


Abb. 13. *Marsilia Drummondii*. *A* Teil des Archegonium mit Hals- und Bauchkanalzellen und den angrenzenden Teilen der Eizelle; die Scheidewand (weiß) zwischen Bauchkanal- und Eizelle mit großem Tüpfel und Plasmabrücke. *B* Archegonium mit parthenogenetisch gebildetem Embryo; die Bauchkanalzelle ist noch intakt. *C*—*E* Kernteilung der Makrosporenmutterzelle; *C* erste Teilung mit Gemini und einfachen Chromosomen, *D* diploide Metaphase, *E* zweite Teilung mit diploider Chromosomenzahl. *A* nach HABERLANDT (1922), *B*—*E* nach STRASBURGER (1907).

keimen und ein Archegonium ausbilden. Der Embryo entsteht regelmäßig aus dem Ei. Eine Befruchtung ist ausgeschlossen, da der Archegoniumhals sich nicht öffnet.

Bemerkenswert ist hier, daß die Sporenmutterzelle, obwohl die Kernteilung diploid verläuft, doch eine regelmäßige Tetradenteilung zeigt. In vieler Hinsicht erinnern die Vorgänge bei der Kernteilung der Sporenmutterzelle von *Marsilia* an die Restitutionskernbildung von *Hieracium*.

Apogamie. Hierher gehören solche Fälle, wo eine somatische Zelle oder Zellgruppe des Gametophyten den Ursprung der Keimbildung abgibt. In den meisten Fällen besteht auch hier eine enge Beziehung der Apogamie zur Aposporie.

Athyrium Filix-foemina var. *clarissima* JONES ist ein solcher Fall, der von FARMER und DIGBY genau cytologisch untersucht wurde. Die Prothallien nehmen ihren Ursprung aus Zellen der Sporangienwand. Die Sporangienentwicklung ist stark gestört und Sporen werden nicht gebildet. Es werden normale Antheridien mit beweglichen Spermatozoiden gebildet. Die Archegonien zeigen aber frühzeitige Degeneration der Eizelle. Die Chromosomenzahl ist ungefähr 90 in den Sporophyten- wie Gametophytenzellen. Der Embryo nimmt seinen Ursprung aus einer Gruppe somatischer Zellen des Prothalliums. Es liegt hier also diploide Apogamie vor.

Einen Fall, der vielleicht als haploide Apogamie aufzufassen ist, haben FARMER und DIGBY bei *Lastrea pseudomas* var. *cristata apospora* DRUERY gefunden. Die Entwicklung verläuft ungefähr so wie in den eben genannten Fällen. Die Chromosomenzahl der Sporophyten- wie Gametophytenzellen ist indessen nur 60. Da andere Formen derselben Hauptspezies in den Sporophytenzellen 130 Chromosomen führen, dürfte die Auffassung, daß hier Haploidie vorliegt, sehr berechtigt erscheinen. Die Sporenbildung ist ganz eliminiert und auf den Prothallien sind nur sehr schwächliche Antheridien und keine Archegonien zu sehen.

Alle die genannten Typen haben das gemeinsam, daß die Prothallien apospor gebildet werden.

Ein sehr eigentümlicher Fall von Apogamie kommt bei *Aspidium falcatum* (R. ALLEN 1911) und *Nephrodium hirtipes* (W. N. STEIL 1915 und 1919) vor. Der Sporophyt bildet anscheinend normale Sporen aus. Die Prothallien tragen keine Archegonien, wohl aber normale Antheridien mit Spermatozoiden. Der Embryo wird aus einer Prothalliumzelle oder Zellgruppe gebildet. Die Chromosomenzahl von *Nephrodium* ist ungefähr 64 sowohl in den Prothallium- wie in den Sporophytenzellen. ALLEN und auch STEIL (in einer früheren Arbeit) suchen diese eigentümlichen Zahlenverhältnisse durch eine vermutete paarweise Vereinigung der Sporenmutterzellen zu erklären. Dadurch sollte die Chromosomenzahl verdoppelt werden und danach eine regelrechte Reduktionsteilung folgen. Nach STEILS späteren Angaben scheinen aber die Verhältnisse etwas anders zu liegen.

Es handelt sich demnach um eine Art unvollständiger Kernteilung bei der Meiosis. Der Kern der Sporenmutterzelle beginnt eine gewöhnliche Äquationsteilung, die bis zum Metaphasen- resp. Anaphasenstadium führen kann. Dann wird eine neue Kernmembran um die Teilungsfigur gebildet, diese rundet sich ab und repräsentiert einen neuen diploiden Kern, der jetzt etwa 130 paarig angeordnete Chromosomen besitzt (Abb. 14). In der Diakinese sollen 60 Gemini vorhanden sein. Eine heterotypische, sowie homöotypische Kernteilung erfolgt und vier haploide Sporen werden aus jeder Sporenmutterzelle gebildet.

Dieser eigentümliche Mechanismus, um eine regelrechte Reduktionsteilung in einer haploiden Form zu realisieren, scheint indessen, trotz der sehr eingehenden Untersuchung, noch nicht ganz aufgeklärt zu sein. Mehrere der angeführten Figuren erinnern sehr an Restitutionskerne und semiheterotypische Kernteilung. Abb. 14C soll ein Diakinesenstadium darstellen mit etwa 64 Gemini. Die Einbuchtung der Sporenmutterzelle deutet sicher auf Restitutionskernbildung oder „incomplete division", wie Verf. ausführt. Vielleicht wäre die Möglichkeit nicht ganz ausgeschlossen, daß dieses Stadium in Wirklichkeit ein Interkinesenstadium nach Restitutionskernbildung darstellt. Es sollte demnach eine homöotypische Teilung erfolgen. Indessen behauptet der Verf., daß die acht sporogenen Zellen im Archespor einer Tetradenteilung unterliegen und demnach ungefähr 32 Sporen gebildet werden. Wenn die hier geäußerte Vermutung zu-

trifft, sollte man freilich eine geringere Sporenzahl erwarten. Oder vielleicht besteht doch eine Restitutionskernbildung mit längsgespaltenen Chromosomen, aber diese Kerne teilen sich alsdann nicht nur ein- sondern zweimal. Angaben von Tetradenteilung nach Restitutionskernbildung kommt in der neuesten Literatur vor, z. B. hat CHIARUGI etwas Derartiges für *Artemisia nitida* angenommen (vgl. unten).

Jedenfalls scheint hier eine interessante Parallelerscheinung zu den Verhältnissen bei der Sporenbildung bei parthenogenetischen Angiospermen zu be-

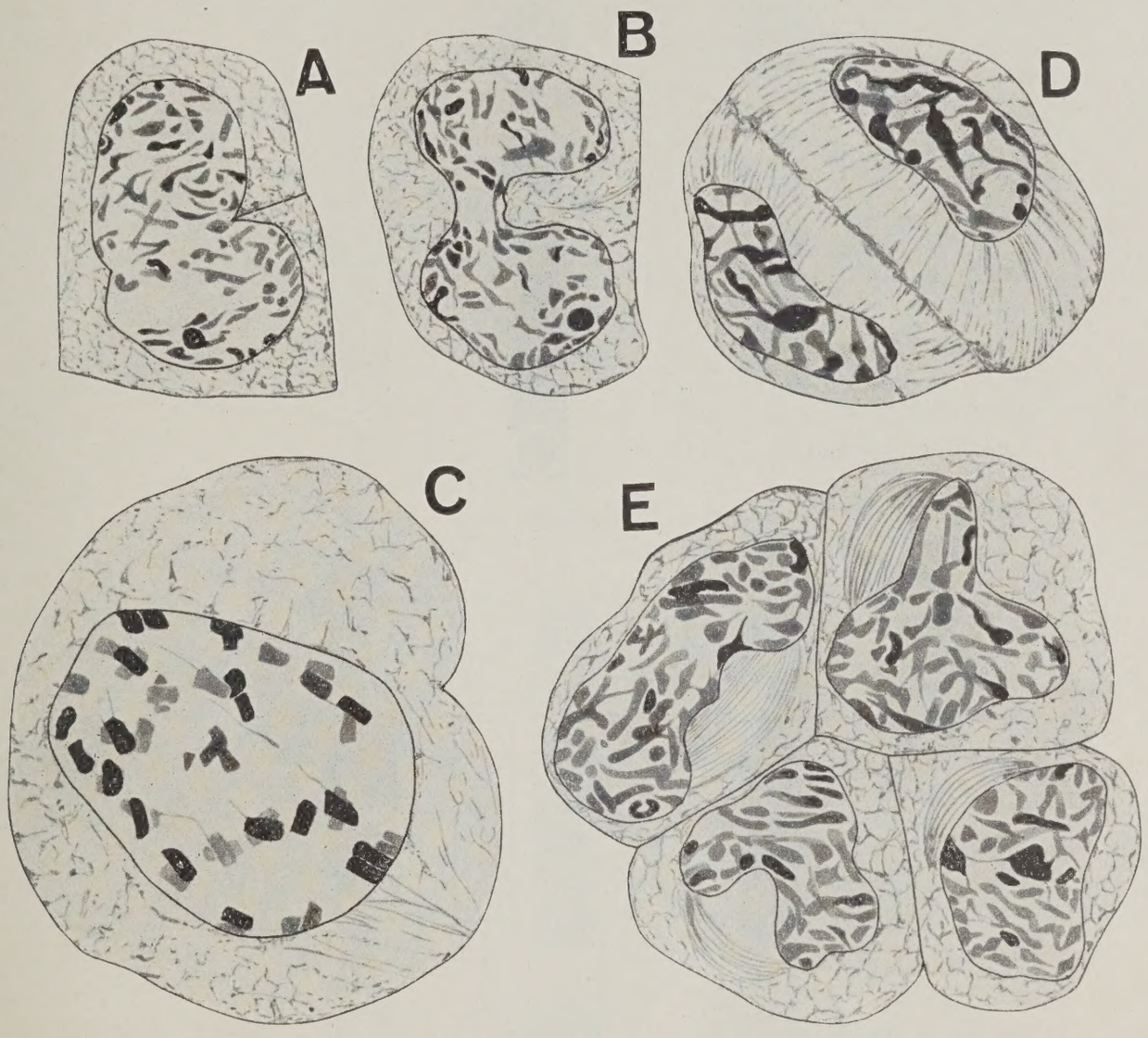


Abb. 14. *Nephrodium hirtipes*. Sporenmutterzellen. *A*, *B* Restitutionskernbildung. *C* „Diakinese" nach Restitutionskernbildung. *D* Telophase. *E* Gruppe von Sporenmutterzellen mit Restitutionskernen. Nach STEIL (1919).

stehen. Mit dem Unterschied jedoch, daß dort Diploidie, hier Haploidie vorzuliegen scheint.

Eine besondere Besprechung erfordert der eigentümliche, früher als Apogamie beschriebene Fall von Embryobildung durch Somatogamie bei zwei Formen von *Nephrodium pseudo-mas.* var. *polydactylum*. In den Sporangien werden normale haploide Sporen gebildet. Die Prothallien aus diesen Sporen sind demnach haploid. Archegonien werden nicht gebildet. Ein Embryo entsteht aus einer Zellwucherung, deren Kerne jedoch diploid sind. Es entsteht also ein normaler, diploider Sporophyt auf einem haploiden Prothallium, aber ohne vorausgegangene

Befruchtung. Die diploide Phase wird dadurch zustande kommen, daß im Prothallium Kernwanderungen durch die Zellmembran in angrenzende Zellen stattfinden, wobei schließlich Zellen mit diploiden Kernen entstehen und den Ursprung für den Sporophyten abgeben (Abb. 12 D. E).

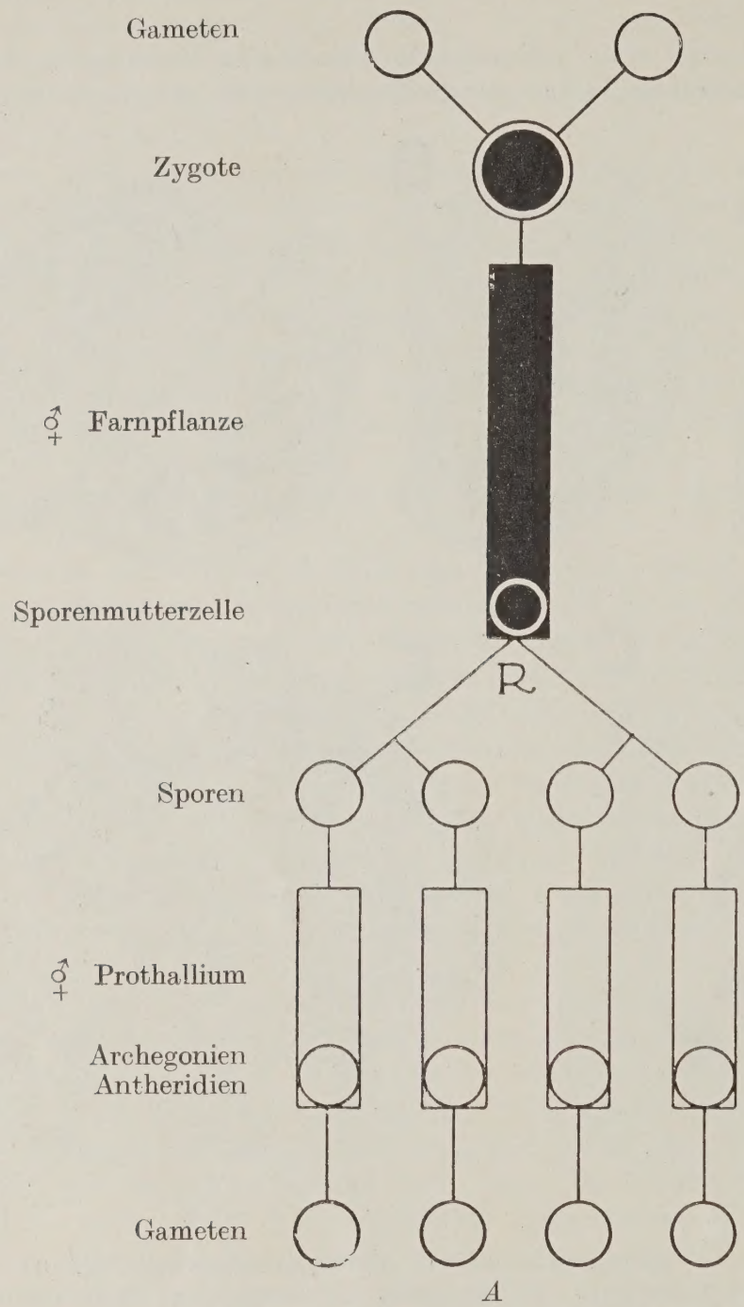


Abb. 15.

Abb. 15 u. 15a. Schematische Darstellung des Kernphasen- und Generationswechsels bei sexuellen und apomiktischen Farnen. *A Athyrium Filix-foemina* (sexuell), *B A. Filix-foemina* var. *clarissima* Bolton, *C A. Filix-foemina* var. *clarissima* Jones, *D Lastrea pseudomas* var. *cristata apospora* Druery. In dem Schema bedeutet ein Quadrat eine somatische Zelle als Initiale der folgenden Generation.

Die jetzt besprochenen Fälle sind nun alle unter der Bezeichnung habituelle Apomixis zusammenzufassen.

In Anbetracht der anscheinend großen Plastizität und des Ineinandergreifens der Sporophyten- und Gametophytengenerationen erhebt sich die Frage, ob apo-

miktische Vorgänge auch durch irgendwelche Außeneinflüsse bei sonst sexuellen Farntypen induziert werden können.

Es sind mehrere solche Versuche angestellt worden, ganz besonders, um Aposporie hervorzurufen. Dabei zeigt es sich, daß in vielen Fällen tatsächlich auf jungen Farnwedeln Prothallien gebildet werden können (vgl. GOEBEL 1908).

Ob nun auch Apogamie in haploiden Prothallien induziert werden kann, scheint doch nicht ganz sichergestellt zu sein.

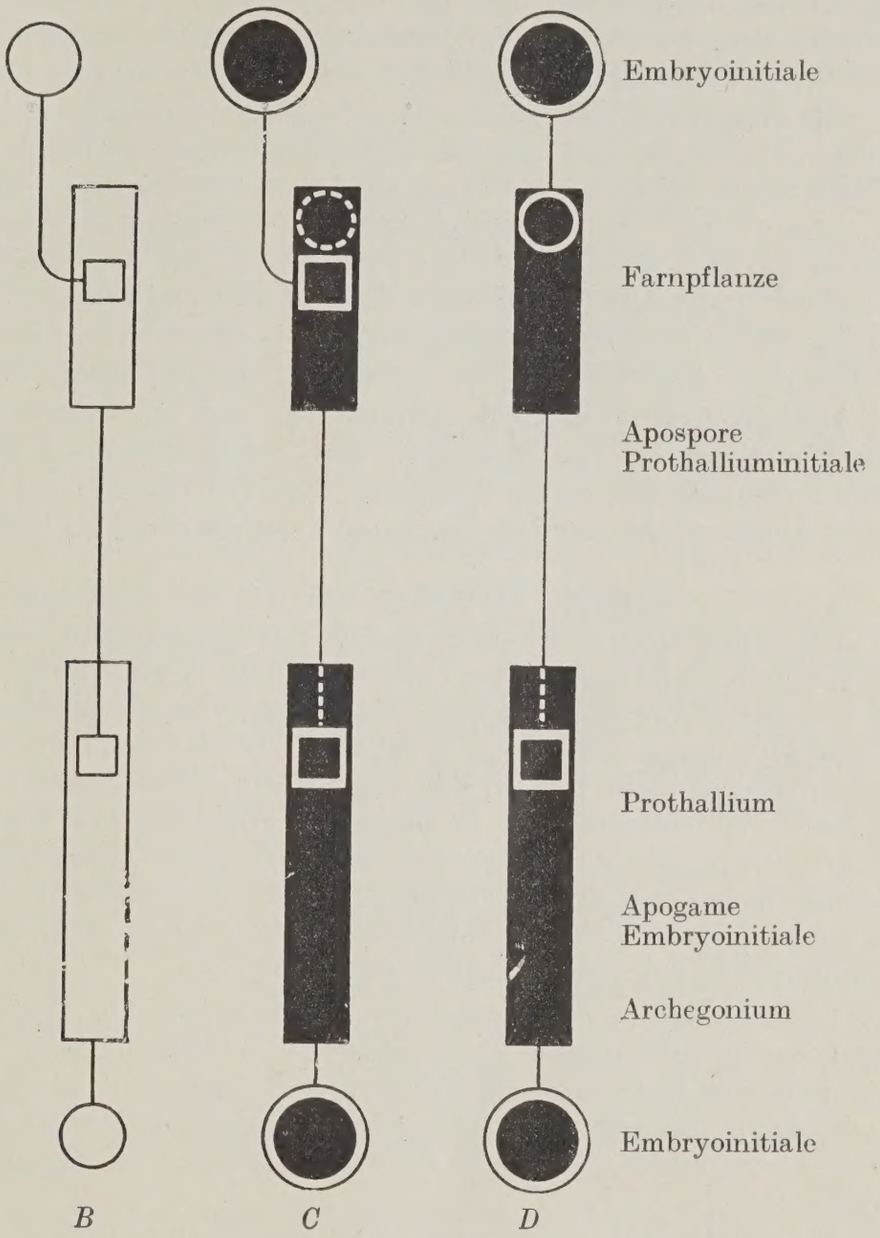


Abb. 15.

YAMANOUCHI hat über einige diesbezügliche Versuche mit *Nephrodium molle*, DESV. ausführliche Angaben publiziert. Bei diesem Farn findet normale Befruchtung und Sporenbildung statt. Die Prothallien wurden in direktem Sonnenlicht kultiviert und nur von unten befeuchtet. Ein sporophytähnlicher Auswuchs bildet sich dabei aus einer Wucherung der somatischen Zellen des Prothalliums. Die Chromosomenzahl war überall dieselbe, also haploid. Leider sind keine der so erhaltenen haploiden Sporophyten zu Sporangienbildung gelangt. Miß BLACK (1909) und MOTTIER (1925) konnten aber, bei Wiederholung der Versuche, keine

apogamischen Vorgänge hervorrufen. Die induzierte Apogamie bei diesem Farn bleibt also noch eine offene Frage.

Heilbronn (1910) hat bei *Cystopteris fragilis* f. *polyapogama* eine Form entdeckt, die durch ihr eigentümliches Verhalten ein großes Interesse erweckt. Dieselbe entwickelt nämlich Prothallien, welche die Fähigkeit zur Entwicklung von Sporophyten, teils aus Eizellen nach Befruchtung teils auf apogamem Wege nacheinander, im Einzelfalle sogar nebeneinander aufweisen. Dabei scheint hellere Beleuchtung die apogame Sporophytbildung zu bevorzugen, während die sexuelle Fortpflanzung bei schwächerer Beleuchtung erfolgt. Leider liegen keine Angaben über die cytologischen Verhältnisse dieser Form vor.

Die obigen Beispiele aus der umfangreichen Literatur über Apomixis bei den Farnen mögen genügen, um die charakteristische Variation in bezug auf den Verlauf der apomiktischen Vorgänge bei dieser Pflanzengruppe zu beleuchten. Sie lehren, daß die Gametophytgeneration diploid werden kann, obwohl sie normal haploid abgestimmt ist; ebenso daß die normal diploide Sporophytgeneration unter Umständen auch haploid auftreten kann. Sie geben einen Beweis für die Richtigkeit der Auffassung, daß Generationswechsel und Kernphasenwechsel zwei Begriffe sind, die streng auseinander gehalten werden müssen.

Die angeführten Beispiele lehren auch, daß eine nähere Beziehung besteht zwischen Aposporie und Apogamie, resp. Parthenogenesis derart, daß auf habituelle Aposporie notwendig Apogamie oder Parthenogenesis folgen muß. Habituelle Aposporie ist nämlich hier immer mit Apomeiose verbunden.

Haploide Parthenogenesis bei den Angiospermen

Unter den höheren Pflanzen war bis vor einigen Jahren kein sicheres Beispiel von haploider oder sog. echter Parthenogenesis bekannt. Die meisten früher als solche angeführten Fälle haben sich als diploid herausgestellt. „Für theoretisch unmöglich können wir", sagt Winkler, „es aber auch bei Archegoniaten und Phanerogamen nicht halten, daß ein Ei mit der reduzierten Chromosomenzahl im Kern sich unbefruchtet zu einem Sporophyten mit haploidchromosomigen Kernen entwickelt, da es eben im Tierreich genug Fälle dafür gibt." Die Verhältnisse liegen doch bei den höheren Pflanzen in gewisser Beziehung etwas anders als bei den Tieren, weil ein mehr oder weniger ausgeprägter antithetischer Generationswechsel für jene charakteristisch ist.

Indessen liegen experimentelle Angaben aus den letzten Jahren vor, die unzweideutig auf haploide Parthenogenesis schließen lassen. In mehreren Fällen sind haploide Rassen als Nachkommen in genetisch kontrollierten Versuchen entstanden. Und erst neuerdings scheint Jörgensen (1927) sogar die experimentellen Bedingungen für die Entstehung haploider Parthenogenesis ermittelt zu haben.

Einige Beispiele werden die Verhältnisse beleuchten, zuerst aber mögen einige ältere, aber noch etwas unklare Angaben über mutmaßliche „echte" Parthenogenesis angeführt werden. Hierher gehört ein von Shibata (1902) beschriebener Fall von „parthenogenetischer Endospermbildung" bei *Monotropa*. Nur in ganz vereinzelten Fällen, und zwar nach Einwirkung erhöhter Temperaturen wurde hier eine Zweiteilung der unbefruchteten Eizelle beobachtet. Ebenso fand Tischler (1912) in den parthenokarpen Früchten von *Ficus carica* ein einziges Mal eine Eizelle, die sich geteilt hatte. Die Tochterkerne waren nie durch Zellwände voneinander getrennt und ein Embryo wurde nicht gebildet.

Weit sicherer liegen die Verhältnisse bei den sog. haploiden Mutanten die nicht allzu selten bei genetischen Versuchen angetroffen werden.

Der erste Fall ist wohl die von Belling und Blakeslee (1923) beschriebene haploide *Datura*. Die samenliefernden Pflanzen wurden vorher niedrigen Temperaturen ausgesetzt „in der Hoffnung die Bildung aberranter Typen zu induzieren". Mehr als fünfzig solche haploiden Mutanten von *Datura stramonium* sind schon angetroffen.

In anderen Fällen sind die haploiden Individuen als Nachkommen in Spezies-Kreuzungsversuchen entstanden. So fanden Clausen und Mann (1924) unter den Nachkommen einer Kreuzung zwischen *Nicotiana tabacum* als Mutter mit *silvestris* als Vater zwei Individuen, die sich von den übrigen, durch niedrigen Wuchs und etwas schwächlichen Habitus stark unterschieden: „a replica on a reduced scale of its Tabacum parent". *N. tabacum* hat haploid 24, *N. silvestris* 12 Chromosomen. Die Zahl der Chromosomen in den somatischen Zellen der Mutanten war 24. Obwohl nicht tatsächlich nachgewiesen, ist doch mit allergrößter Wahrscheinlichkeit daraus zu schließen, daß eine unbefruchtete Eizelle von *N. tabacum* den Ursprung für die haploide Form abgegeben hat.

Ein ähnliches Beispiel gibt die Kreuzung *Triticum compactum* mit Pollen von *Aegilops cylindrica* ab, nach Gaines und Aase (1926). Der *Triticum*-Elter hat haploid 21, *Aegilops* 14 Chromosomen. Eine einzige haploide Pflanze wurde erhalten mit der Chromosomenzahl 2x=21. Der Same, aus dem diese Pflanze stammte, zeichnete sich durch außergewöhnliche Größe vor den normalen Bastardsamen aus. Die Verfasser sprechen die Vermutung aus, daß beide männlichen Kerne mit dem Zentralkern kopulierten und dadurch der *Gigas*-Typus des Samens erklärt werden kann.

Auch bei *Lycopersicum* ist Haploidie nachgewiesen worden (Lindstrom 1927).

Bei *Crepis capillaris*, einer Art, die durch die niedrigste Chromosomenzahl (x=3) unter den Blütenpflanzen ausgezeichnet ist, hat Lillian Hollingshead (1928) zwei haploide Mutanten unter 1700 F_1-Individuen einer Kreuzung *C. capillaris* × *tectorum* bekommen. Es scheint hier, als ob in irgendeiner Weise Herabsetzung der Temperatur während der Zeit der Kreuzung die Entstehung dieser Mutanten verursacht hätte, wenn nicht schon der artfremde Pollen die parthenogenetische Entwicklung der Eizelle stimulierte.

Die haploiden Mutanten sind in bezug auf die Keimzellbildung ziemlich stark steril. In den Pollenfächern von haploider *Datura* werden nur sehr wenige anscheinend fertile Pollenzellen gebildet, die meisten abortieren. Blakeslee und Belling haben Rückkreuzungen mit der normalen *Datura* mit Pollen von haploider *Datura* ausgeführt. Das Resultat waren Pflanzen, die mit den normalen diploiden völlig übereinstimmten. Die befruchtenden Pollenzellen der Haploide müssen demnach dieselbe Chromosomenzahl wie die Eizellen der diploiden Pflanze gehabt haben. Das bedeutet also, daß eine Chromosomenreduktion in der Haploide nicht stattgefunden hat.

Das geht auch aus der cytologischen Untersuchung hervor, die Blakeslee und Belling gemacht haben. Die Reduktionsteilung verläuft sehr unregelmäßig. Die Chromosomen sind in der Diakinese meistens univalent und verteilen sich ganz zufällig auf die einen oder die anderen Pole (Abb. 16). Es ähnelt sehr einem semiheterotypischen Kernteilungsverlauf. Eine zweite Teilung kann folgen und Tetraden gebildet werden, die aber meistens von sehr ungleicher Größe sind, und schließlich abortieren. Hier und da finden sich Pollenmutterzellen, die sich nur einmal geteilt haben. Nach Belling ist dabei die Reduktionsteilung eingestellt und der Kern hat sich äquationell geteilt und aus der Pollenmutterzelle sind zwei Dyaden gebildet. Dadurch werden diploide Pollenzellen gebildet, und das Resultat der Rückkreuzung findet eine zufriedenstellende Erklärung. Inter-

essant ist, daß die fertilen Pollenzellen aus den Dyaden stammen. Das erinnert sehr an die Verhältnisse bei *Hieracium*, wo diploide Pollenzellen durch eine auf Restitutionskernbildung folgende äquationelle Teilung gebildet werden. Vielleicht liegen ähnliche Verhältnisse hier vor.

Nun ist jedoch zu bemerken, daß alle diese haploiden Mutanten nur zufälligerweise bei den Kreuzungsexperimenten entstanden sind. Daß der Ursprung der-

Abb. 16. *A—G Datura Stramonium*, haploider Mutant, Pollenmutterzellen. *A*, *B* Anaphase der ersten Teilung. mit unregelmäßiger Verteilung der Chromosomen. *C* Anaphase der homeotypen Teilung: 3+3 und 9+9 Chromosomen. *D—G* Pollenmutterzellen nach vollendeter Kernteilung; *D*, *G* Dyaden, *E*, *F* Tetraden. *H*, *K Crepis capillaris*, somatische Zellen, Metaphase. *H* Diploide, *K* haploide Form. *A—G* nach Belling und Blakeslee (1926), *H*, *K* nach Hollingshead (1928).

selben aus einer unbefruchteten Eizelle zu suchen ist, ist jedoch überaus wahrscheinlich, obwohl ein exakter Beweis dafür noch nicht vorliegt. Erst neulich hat Jörgensen einige interessante experimentelle Daten über die Entstehungsweise der haploiden Mutanten publiziert, die sehr zum Verständnis dieser wichtigen Frage beitragen können. Er war imstande, die Haploidie in dem Nachkommen willkürlich hervorzurufen. *Solanum nigrum* wurde mit einer anderen *Solanum*-Art gekreuzt, welche nicht oder nur mit Schwierigkeit Bastarde bildete. Die Pollenzellen der einen Art keimen jedoch auf den Narbenpapillen und sind

imstande Parthenocarpie hervorzurufen. Die Früchte sind kleiner als normal und meistens samenlos. In einigen Früchten finden sich jedoch nicht selten einige wenige, schlecht ausgebildete Samen. Wenn solche Samen in Petri-Schalen auf mit Knopscher Nährlösung durchtränktes Filtrierpapier gebracht werden, keimen sie, wenn auch ziemlich schlecht. Von 70 ausgesäeten Samen keimten 35 und 7 von diesen waren haploide Individuen und zwar typische *Nigrum*-Pflanzen. In einem anderen Versuch war unter 40 Pflanzen, die von Samen einer Periclinalchimäre zwischen *Solanum nigrum* und *S. sisymbrifolium* stammten, ein Individuum ebenso haploid. Wahrscheinlich hat der *nigrum*-Pollen nur mit Schwierigkeit auf der *Sol. sisymbrifolium*-Haut der Narbe keimen können und demnach nur eine Minderzahl der Pollenschläuche die Eizellen befruchtet. Andere Eizellen sind dabei zur Entwicklung ohne Befruchtung stimuliert worden. Der Vorgang wäre also am besten als Merospermie aufzufassen.

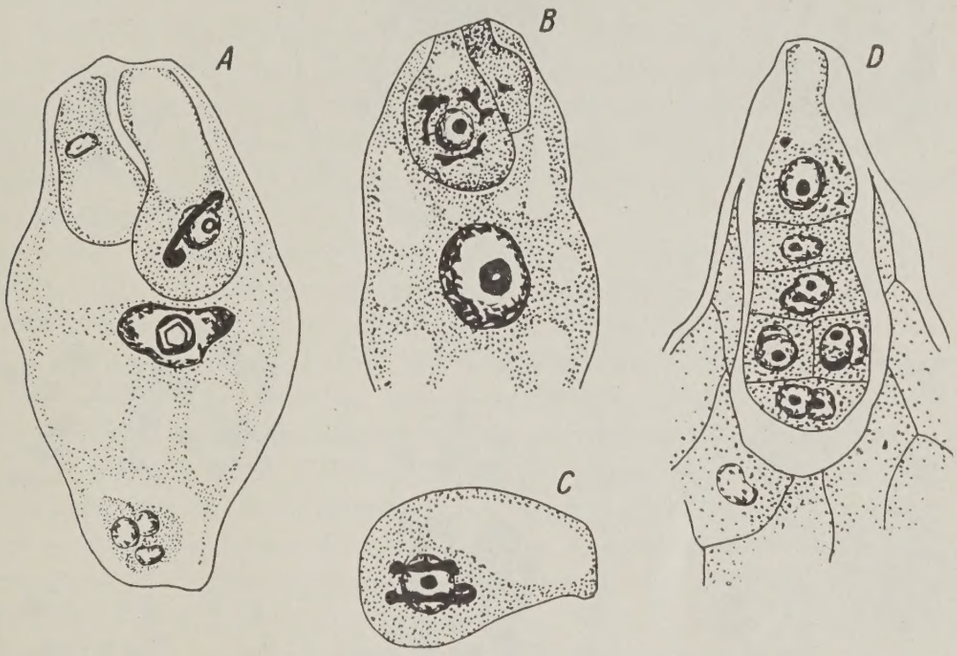


Abb. 17. Embryosäcke von *Solanum nigrum*, polliniert mit *S. luteum*. *A* In der Eizelle liegt ein gekrümmter Spermakern. *B* Der Spermakern beginnt zu desorganisieren. *C* Eizelle mit zwei Spermakernen. *D* Junger Embryo und ein Teil des Endosperms; in der obersten Embryozelle sind die Reste des Spermakerns noch sichtbar. Nach Jörgensen (1927).

Eine genaue cytologische Untersuchung ergab nun, daß die Pollenschläuche der einen Art bis zur Eizelle vorgedrungen waren. Ein männlicher Kern dringt in die Eizelle ein, aber eine Kopulation findet nicht statt, vielleicht wegen der „Unverträglichkeit" der Kerne der beiden Spezies. Jörgensen konnte das Schicksal des männlichen Kerns weiter verfolgen und zeigen, wie derselbe schließlich gänzlich resorbiert wurde (Abb. 17). Es wird also das väterliche Chromatin eliminiert, analog wie in den bekannten Experimenten Godlevskis, Baltzers und Kupelweisers mit Seeigeleiern.

Vielleicht läßt sich die Entstehung der haploiden Mutanten bei den übrigen Arten in etwa derselben Weise erklären. Durch die Spezieskreuzung bei *Nicotiana* und *Triticum-Aegilops* konnten ja dieselben Bedingungen hervorgerufen werden. Einen ähnlichen Fall hat übrigens Tournois (1914) schon früher für *Humulus* beschrieben, wo einige Embryonen nach gattungsfremder Bestäubung in den Embryosäcken gebildet wurden.

Als Resultat der vorliegenden Untersuchungen folgt also, daß die haploide Parthenogenesis bei den höheren Pflanzen als induziert bezeichnet werden darf.

In diesem Zusammenhang soll hier auf die Chromosomenzahlen der bis jetzt beschriebenen haploiden Mutanten kurz eingegangen werden. Es fragt sich, ob wirklich die Chromosomenzahlen dieser Haploiden in der Meinung haploid sind, daß sie nur einfach-genomatisch sind und inwieweit Geminibildung bei haploiden Mutanten vorkommt. In der *Crepis capillaris*-Mutante mit nur drei Chromosomen liegt sicher ein echter haploider Typus vor. Die haploide *Datura* mit

Abb. 18. *Solanum nigrum*, haploide Form, Reduktionsteilung. *A*—*D* Pollenmutterzellen, *E*, *F* Embryosackmutterzellen. *A* Diakinese. *B* Heterotype Metaphase mit Gemini und univalenten Chromosomen. *C* Homeotype Metaphase. *D* Tetrade. *E* Heterotype Metaphase. *F* Interkinese, beide Kerne, in zwei Schnitten. Nach JÖRGENSEN (1927).

12 Chromosomen dürfte wohl auch einfach-genomatisch sein. Bei der von GOODSPEED (1927) untersuchten haploiden *Nicotiana purpurea*-Form mit 24 Chromosomen findet keine Geminibildung statt, obwohl der Kern sicher von zwei Genomen, je mit 12 Chromosomen zusammengesetzt ist, ein theoretisch sehr interessanter Fall für die Beurteilung des sog. *Drosera*-Schema. Ganz anders liegen die Verhältnisse in der von JÖRGENSEN (1927) cytologisch genau untersuchten *Solanum nigrum*-Mutante mit 36 bzw. 72 Chromosomen. Während der Reduktionsteilung sind Gemini und univulente Chromosomen zu sehen (Abb. 18). Die Geminizahl variiert doch und beträgt höchstens 11 oder 12, gewöhnlich nur 5 und 8. Die Reduktionsteilung nähert sich demnach den Typen $12_{II} + 12_{I}$, wie

in triploiden Formen. Das Endresultat sind Tetraden mit gewöhnlich sehr wechselnder Chromosomenzahl. Die Pollenzellen wie die Embryosäcke sind steril. Bei den entsprechenden Formen von *Datura* und *Nicotiana* werden jedoch einige fertile Pollenzellen, und zwar aus Dyaden gebildet, mit derselben Chromosomenzahl wie in den somatischen Zellen, also ohne Reduktion.

Auch in einer neulich beschriebenen Mutante von *Oenothera franciscana* mit 7 Chromosomen in den somatischen Zellen liegt ein echter haploider Typus vor, der wahrscheinlich parthenogenetisch aus der diploiden Normalform entstanden ist (Davis und Kulkarni [1930]). Nach Selbstbestäubung bzw. Rückkreuzung kamen diploide *Oe. franciscana*-Individuen heraus. Die Pollenzellen der haploiden Form stammen aus Dyadenzellen mit 7 Chromosomen, also mit der haploiden Chromosomenzahl der Normalform.

Diploide Parthenogenesis bei den Angiospermen

Die erste, jetzt klassisch gewordene Untersuchung über Parthenogenesis unter den höheren Pflanzen ist bekanntlich die Juelsche Arbeit über *Antennaria alpina*. Die apomiktischen Vorgänge spielen sich bei dieser Pflanze kurz zusammengefaßt folgendermaßen ab: Die Embryosackmutterzelle wächst direkt und ohne Reduktions- oder Tetradenteilung zum Embryosack aus. Die Eizelle führt demnach die diploide Chromosomenzahl im Kern und entwickelt sich ohne Befruchtung zum Embryo, d. h. Sporophyt.

Diesem sog. *Antennaria*-Schema folgen nun eine große Anzahl der bis jetzt untersuchten diploid-parthenogenetischen Angiospermen. In anderen Fällen teilt sich die Embryosackmutterzelle in zwei (Dyaden-), resp. vier (Tetraden-) Zellen und die eine dieser Zellen konstituiert den Embryosack. Diese beiden letzteren Entwicklungstypen des Embryosackes werden gewöhnlich als *Taraxacum*-, resp. *Alchemilla*-Typus bezeichnet, da sie zuerst bei Arten dieser Gattungen nachgewiesen wurden. Für alle drei Typen ist gemeinsam, daß die Embryosackbildung mit Apomeiose verbunden ist und weiter, daß die Apomixis habituell ist. Nur in einem Falle, *Zephyranthes*, scheint eine Art induzierter diploider Parthenogenesis vorzuliegen, indem ein männlicher Kern in die diploide Eizelle eindringt, aber ohne mit deren Kern zu verschmelzen. Der Fall ist indessen nicht ganz klargelegt, denn der exakte Beweis, daß Pollinierung für die Weiterentwicklung der Eizelle nötig ist, steht noch aus.

Wie unter den Farnen kann auch hier Parthenogenesis und Apogamie mit Aposporie kombiniert sein. Nicht nur in der von vielen Autoren vertretenen Meinung, daß diploide Embryosackbildung aus einer Embryosackzelle als Aposporie zu bezeichnen ist, sog. generative Aposporie, sondern auch so, daß eine rein somatische Zelle den Ursprung des Gametophyten repräsentiert. Dabei ist zu bemerken, daß in dem auf diploid-parthenogenetischem Wege entwickelten Sporophyt unter Umständen Meiosis auftreten kann, wie in der *Pilosella*-Gruppe der Gattung *Hieracium*. Wenn ein solcher Vorgang bei den Pteridophyten realisiert wäre, würde das bedeuten, daß von einem Sporophyten-Sorus sowohl Sporangien mit haploiden Sporen als Gametophyten-, d. h. Prothallienbildung aus somatischen Zellen des Sorus gleichzeitig einträte. Das Resultat für die Angiospermen wäre also partielle Apomixis, indem ein Pflanzenindividuum sowohl amphimiktische wie apomiktische Nachkommen bildet.

Einige charakteristische Fälle von diploider Parthenogenesis sollen hier näher besprochen und diskutiert werden.

Man kann, wie schon oben gesagt, zweckmäßigerweise drei Haupttypen unterscheiden: den *Antennaria*-, den *Taraxacum*- und den *Alchemilla*-Typus, je nachdem die Embryosackmutterzelle direkt, oder nach einer, resp. zwei Tei-

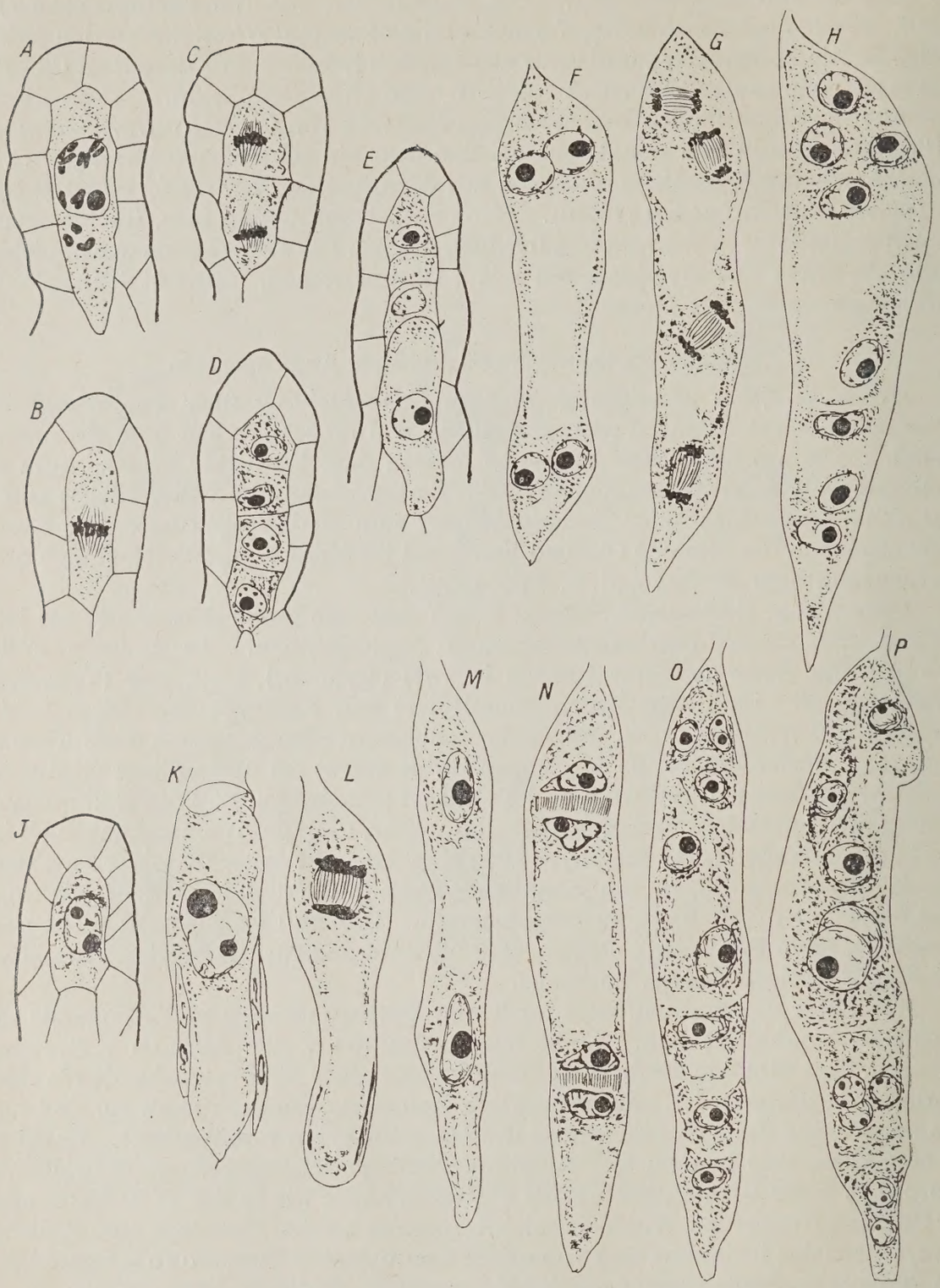


Abb. 19. *A—H* Embryosackentwicklung bei *Eupatorium ianthinum* (sexuell). *J—P* Dasselbe bei *E. glandulosum* (apomiktisch). *A* Nucellus, der Kern der Embryosackmutterzelle in Diakinese. *B* Heterotype Metaphase. *C* Homeotype Metaphase. *D* Embryosacktetrade. *E* Heranwachsen der untersten Makrospore (Embryosack). *F* Embryosack im Vierkernstadium. *G* Anaphase des dritten Teilungsschrittes. *H* Achtkerniger Embryosack. *I* Nucellus mit Archesporzelle. *K* Heranwachsen der Embryosackzelle. *L* Anaphase der ersten Teilung. *M* Zweikerniger Embryosack. *N* Telophase der zweiten Teilung. *O* Achtkerniger Embryosack. *P* Fertiggebildeter Embryosack; die Polkerne liegen noch unverschmolzen neben einander. Nach Holmgren (1919).

lungen zum Embryosack wird. Diese Typen sind also dem *Lilium*-, *Scilla*- und Normal-Typus analog.

Der fertiggestellte Embryosack ist nun in den meisten Fällen in bezug auf seine morphologische Struktur ganz normal ausgebildet, nur mit dem Unterschied, daß die Kerne diploid sind.

In den haploiden, achtkernigen Embryosäcken vereinigen sich die beiden Polkerne zur Bildung des sog. Zentral- oder Endospermkerns. Es fragt sich nun, wie die diploiden Polkerne sich in dieser Beziehung verhalten. Unter den parthenogenetischen Angiospermen finden sich Beispiele sowohl von solchen Fällen, wo die Polkerne stets regelmäßig miteinander verschmelzen, wie auch von Fällen, wo eine solche Verschmelzung niemals stattfindet.

Dem ersten Typus gehören z. B. die Eualchemillen (Murbeck 1901), *Burmannia coelestis* (Ernst 1912), *Erigeron annuus* (Holmgren 1919), *Zephyranthes texana* (L. Pace 1913) an. Diese letzte Pflanze ist außerdem dadurch sehr interessant, weil hier die männlichen Kerne in den diploiden Embryosack eindringen, worauf der eine sich regelmäßig mit dem Endosperm-(Zentral-)Kern vereinigt. Bei *Eupatorium glandulosum* gibt Holmgren an, daß die Polkerne sich entweder zu einem Zentralkern vereinigen oder sich ohne vorhergehende Verschmelzung teilen (Abb. 19).

Andererseits scheint bei *Antennaria alpina* eine Verschmelzung zu unterbleiben (Juel 1900), ebenso wie bei *Elatostema sessile* und *acuminatum*, *Calycanthus fertilis* (Schürhoff 1923) und *Balanophora elongata* und *globosa* (Ernst 1913), wo außerdem bei der folgenden Endospermbildung nur der obere Polkern beteiligt ist.

Auffallend ist bei den diploiden Embryosäcken die spät einsetzende Vereinigung der Polkerne, in den Fällen, wo eine solche überhaupt vorkommt. Strasburger erklärt dies so, daß die Neigung der Polkerne sich miteinander zu vereinigen bei den „apogamen" Pflanzen schwach sei. Allerdings scheint der Umstand, daß eine Verschmelzung dennoch eintritt für Winklers Ansicht zu sprechen, daß bei parthenogenetischen Embryosäcken trotz der Diploidie die Kerne nicht mit vegetativen Sporophytenzellen gleichwertig sind. Das weitere Verhalten der Polkerne zeigt auch, daß sie, wie Holmgren (1919) hervorhebt, „in keiner näheren Beziehung zu den Teilungen der Eizelle stehen", denn die Embryoentwicklung kann z. B. bei *Alchemilla* bald vor, bald nach Beginn der Endospermentwicklung einsetzen.

Im allgemeinen scheint nun der Embryosack nach dem Normalschema des achtkernigen Typus aufgebaut zu werden. Es gibt aber einige abweichende Fälle, wo sogar sehr starke Unregelmäßigkeiten hervortreten.

So können bei *Burmannia coelestis* drei oder mehrere Polkerne gebildet werden unter gleichzeitiger Verminderung der Zahl der Synergiden und Antipoden. Bei *Zephyranthes texana* kommen oft zwei Eizellen oder zwei Eiapparate vor. Bei *Elatostema sessilis* sind die Embryosäcke vier- oder fünfkernig und ein Eiapparat ist oft gar nicht differenziert worden. Bei *Alchemilla* ist eine Vermehrung der Zahl der Polkerne nachgewiesen und Murbeck spricht sogar von einer weniger streng durchgeführten Spezialisierung besonders der intrasaccalen Elemente bei den Samenanlagen. Diese „Schwächung" der Differenzierung zwischen den verschiedenen Elementen des Embryosackes bei gewissen parthenogenetischen Pflanzen könnte vielleicht als ein Ausdruck der asexuellen Tendenz dieser Formen aufgefaßt werden. Mit dem Diploidwerden des Embryosackes folgt eine weniger stark durchgeführte Differenzierung seiner Elemente. Das mag sein, aber es ist doch zu bemerken, daß auch bei amphimiktischen Arten Embryosacktypen mit oft sehr wenig durchgeführter Differenzierung zu finden sind. Und die große

Mehrzahl der parthenogenetischen Arten ist doch durch ganz normal ausgestattete Embryosäcke ausgezeichnet.

Der *Antennaria*-Typus stellt einen verhältnismäßig einfachen Typus dar. Die Mehrzahl der bis jetzt embryologisch und cytologisch untersuchten parthenogenetischen Pflanzen gehören hierher: *Elatostema sessilis* und *acuminatum* (Strasburger 1916), *Balanophora globosa* und *elongata* (Ernst 1913), *Helosis guyanensis* (Umiker 1920), *Erigeron annuus* (Holmgren 1919), *E. Karwinskianus* (Carano 1919—1927), *Antennaria alpina* (Juel 1900), *Hieracium*, Untergattung *Euhieracium* (Rosenberg 1906, 1908), *Zephyranthes texana* (L. Pace 1913).

Einige Bemerkungen zu den angeführten Beispielen seien hier beigefügt.

Elatostema acuminatum gehört den sog. partiell apomiktischen Pflanzen an, indem die Embryosackmutterzelle entweder Reduktions- und Tetradenteilung

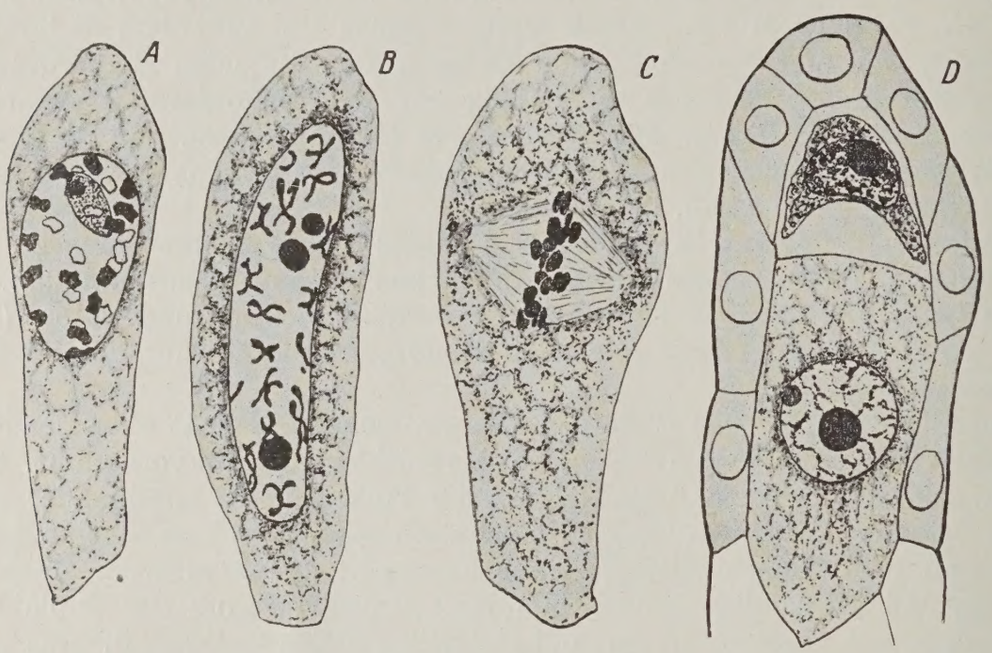


Abb. 20. Apomiktische Embryosackbildung bei *Taraxacum albidum*. *A* Embryosackmutterzelle, Diakinese mit ungepaarten Chromosomen. *B* Embryosackmutterzelle mit Restitutionskern, die Chromosomen längsgespaltet. *C* Metaphase, Äquationsteilung. *D* Nucellus, Dyadenstadium; die eine Tochterzelle degeneriert. Nach Osawa (1913).

ausführt, oder gewöhnlich direkt einen diploiden Embryosack bildet. Es wäre jedoch zu untersuchen, ob nicht hier ähnliche Verhältnisse vorliegen wie bei *Oxyria digyna*, wo die diploiden Embryosäcke aposporischen Ursprungs sein können.

Für *Balanophora elongata* und *globosa* wurde früher Embryobildung aus dem Endosperm angegeben (Treub 1898, Lotsy 1899). Nach den späteren Untersuchungen von Ernst (1913/14) geht die Embryobildung von der Eizelle aus. Die Embryosackentwicklung folgt zumeist dem *Antennaria*-Typus, kann aber auch nach dem *Taraxacum*-Schema erfolgen.

Erigeron Karwinskianus ist auch als partiell apomiktisch beschrieben worden. In demselben Blütenstand können sowohl diploide, wie haploide Embryosäcke ausgebildet werden. Stadien, die eine Vereinigung von je zwei Kernen im Vierkernstadium der Embryosackmutterzelle andeuten, sollen in einem folgenden Kapitel näher besprochen werden.

Beim *Taraxacum*-Typus findet eine Zweiteilung der Embryosackmutterzelle statt, wodurch Dyaden gebildet werden. Der Embryosack bildet sich gewöhnlich

aus der chalazalen Dyadenzelle aus. Zu diesem Typus können folgende Arten gerechnet werden: *Dendrophthora opuntioides* und *gracile* (York 1913; die Angaben scheinen doch etwas dunkel), *Balanophora*, *Wikstroemia indica* (Winkler, Strasburger), *Taraxacum* (Juel 1905), *Chondrilla juncea* (Rosenberg 1912), *Burmannia coelestis* (Ernst 1909).

Es fragt sich, was die einmalige Teilung der Embryosackmutterzelle hier bedeutet. Bei amphimiktischen Pflanzen entspricht diese dem sog. *Scilla*-Typus. Wie in einem folgenden Kapitel näher auseinandergesetzt wird, findet bei Hybriden und parthenogenetischen Pflanzen bei den Pollenmutterzellteilungen eine solche Dyadenbildung statt und vielleicht ist dieses Verhalten der Embryosackmutterzelle eine analoge Erscheinung. Eine unvollendete Kernteilung könnte zu Restitutionskernbildung führen, die Dyadenbildung zum Endresultat hat. Bei

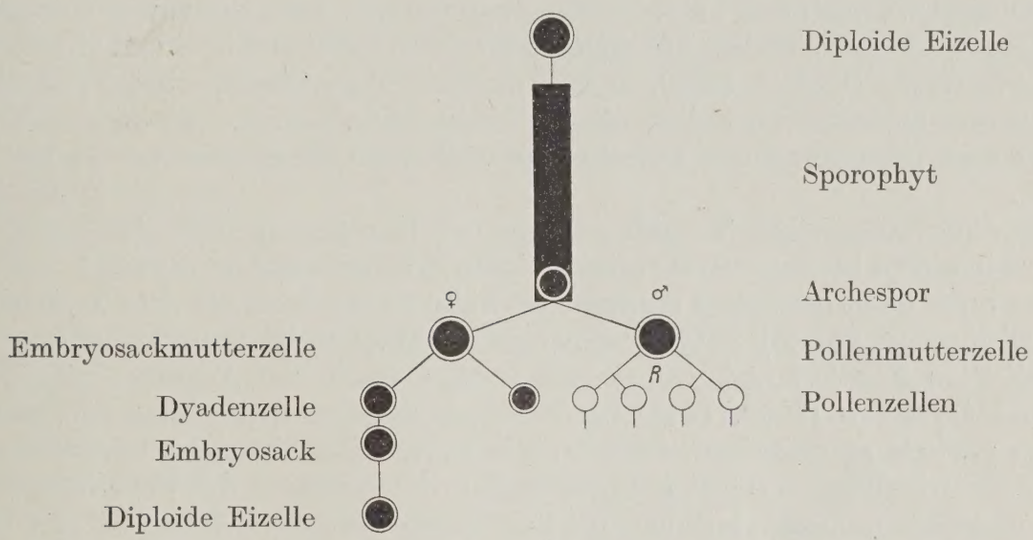


Abb. 21. Schematische Darstellung des *Taraxacum*-Typus. Die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen verläuft meistens unregelmäßig und die Mikrosporen sind steril.

Balanophora japonica, die den Embryosack nach dem *Taraxacum*-Typus bildet, hat Kuwada (1928) bei der Teilung des Kerns der Embryosackmutterzelle Restitutionskerne nachgewiesen, ohne jedoch „to insist that such a mechanism — normally exist in *Balanophora japonica* for maintaining the somatic number of chromosomes throughout its whole life cycle". Das läßt sich auch gut sagen, wir kommen aber auf diese Verhältnisse später zurück.

Nicht ganz klar liegen die Verhältnisse bei dem sog. *Alchemilla*-Typus, wo also eine Tetradenteilung ohne Reduktionsteilung vorkommt. Hierher gehören u. a. *Houttuynia cordata* (Shibata und Miyake 1908), *Alchemilla* (Murbeck 1901, Böös 1924), *Epirrhizanthes cylindrica* (Shadowsky 1911).

Die Parthenogenesis von *Houttuynia* scheint tatsächlich, nach den letzten Untersuchungen (Söderberg 1927) zu beurteilen, sehr zweifelhaft. Nach den ersten Angaben sollte hier partielle Parthenogenesis vorliegen. Shibata und Miyake fanden in der Diakinese der Embryosackmutterzelle 50 Einzelchromosomen und haben diese Zahl für die diploide angesehen. Söderberg hat die Diploidzahl auf etwa 100 festgestellt und fand in der Diakinese der Pollenmutterzellen 50 Gemini. Jedenfalls ist eine erneute Untersuchung wünschenswert, da der Pollen fast abortiert und doch eine reichliche Samenbildung vorkommt.

Eine große Anzahl *Alchemilla*-Arten, aus der Untergattung *Eualchemilla*, sind nach Murbecks und Strasburgers Untersuchungen parthenogenetisch. Nach den letzten Untersuchungen von Böös (1924) kommt Apomixis auch in der Gruppe *Aphanes* vor und auch die bis jetzt als sexuell angesehene Art *A. arvensis* soll nach Böös' Auffassung apomiktisch sein.

Der Vorgang bei der Embryosackbildung von *Alchemilla* hat Kontroverse zwischen Murbeck und Böös einerseits und Strasburger andererseits verursacht. Die Verhältnisse scheinen darum schwieriger zu erklären, weil das Archespor in dem Nuzellus mehrzellig ist. Aus den vorliegenden Untersuchungen scheint indessen hervorzugehen, daß eine oder einige axile Embryosackmutterzellen Synapsis und andere Zeichen einer beginnenden Reduktionsteilung aufweisen, aber schließlich von den benachbarten Archesporzellen verdrängt werden. In diesen letzteren wird eine mehr oder weniger vollständige Tetradenteilung ohne Reduktionsteilung durchgeführt. Eine von diesen Zellen wird zum Embryosack. Ob nun diese Teilungen wirklich den Tetradenteilungen entsprechen, ist schwer zu sagen. Jedenfalls scheinen sie ziemlich unregelmäßig zu verlaufen und in einem ähnlichen Fall, *Oxyria digyna* (Edman 1929), scheint die Grenze zwischen peripheren Archesporzellen und somatischen Zellen ziemlich schwer zu ziehen. Es könnte demnach hier eine Übergangsform zwischen somatischer und generativer Aposporie vorliegen.

Über die cytologischen Verhältnisse bei der Entstehung diploider Embryosäcke wird in einem besonderen Kapitel berichtet. Es erübrigt noch einige zweifelhafte oder noch nicht genügend untersuchte Fälle zu erörtern, die zum Teil schon bei der Diskussion von Apomixisfragen eine wichtige Rolle gespielt haben.

Thalictrum Fendleri und *purpurascens* sollen nach den Angaben von Day (1896) und Overton (1902, 1904) parthenogenetisch sein, die letztere Pflanze allerdings partiell apomiktisch, indem auch echte Befruchtung erfolgen kann. Die Pollenentwicklung verläuft ganz normal mit Reduktion der Chromosomenzahl. In den Samenanlagen teilt sich die Embryosackmutterzelle durch Tetradenteilung. Dabei findet in einem Teil der Samenanlagen auch eine Chromosomenreduktion statt, während in anderen die Reduktionsteilung unterbleiben soll. In diesen letzteren kommt es dann zur Bildung diploider Embryosäcke. Overton nimmt an, daß die haploiden Embryosäcke nur nach Befruchtung Embryonen liefern, während die Eizellen der diploiden Gametophyten sich parthenogenetisch weiterentwickeln.

Es liegt also hier der interessante Fall vor, daß bei demselben Individuum sowohl amphimiktische wie diploid parthenogenetische Fortpflanzung vorkommt. Overton konnte außerdem nachweisen, daß vor Bestäubung geschützte Pflanzen ebensoviele Samen bildeten, wie freigewachsene. Nach einer Nachuntersuchung von Kuhn (1928) scheinen jedoch die Fortpflanzungsverhältnisse etwas anders aufgefaßt werden zu müssen.

Einen Beweis für die apomiktische Fortpflanzungsart bei *Th. Fendleri* fand Day in dem Umstand, daß rein weibliche Exemplare von dieser Pflanze Samen bildeten. Andererseits geht aus Kuhns Versuchen hervor, daß bei kontrolliert unbestäubten weiblichen Blüten zwar eine anscheinend normale Entwicklung der Früchte erfolgte, aber dieselben waren alle taub und die Fruchtbildung nur auf vegetative Parthenocarpie zurückzuführen. Die cytologische Untersuchung von *Th. Fendleri* lehrte außerdem, daß eine doppelte Befruchtung stattfindet, da die Endospermkerne triploid waren.

Betreffend *Th. purpurascens* ist es auch nach Kuhns Untersuchungen nicht ganz klar, wie die Fortpflanzungsverhältnisse zu deuten sind. Gegen die Apomixis bei dieser Art sprechen jedoch verschiedene Gründe. Schaffners Beob-

achtungen an dem synonymen *Th. dasycarpum* zeigen, daß diese Art nicht, wie Overton annimmt, diözisch, sondern gemischt diözisch-polygam ist. Neben vielen Pflanzen, die rein männlich oder rein weiblich waren, fand er alle erdenklichen Zwischenstufen. Das könnte den eigentümlichen Ausfall des oben angeführten Experiments von Overton vielleicht erklären. Nach Overton soll die haploide Chromosomenzahl 12 sein, später gab er aber dieselbe doppelt so hoch an. Kuhn hat die Zahl 2x=42 feststellen können. Da nun die Chromosomenzahl der als diploid bezeichneten Embryosackkerne etwa 24 betrug, und Kuhn die Zahl 21 als Haploidzahl bestimmt hat, so ist es wohl sehr wahrscheinlich, daß die Angaben über diploide Embryosäcke bei *Thalictrum purpurascens* sehr unsicher sind. Jedenfalls ist eine erneute cytologische Untersuchung dieser Art dringend erforderlich.

Die Fortpflanzungsart der Kleinarten der Gattung *Erophila* (*Draba*) beansprucht ein besonderes Interesse. Bannier (1923) hat angegeben, daß hier diploide Parthenogenesis vorkommen sollte. Den Beweis für diese Annahme sucht er u. a. in den cytologischen Vorgängen bei der Embryosackbildung. Es sollte hierbei die Diploidzahl in den Kernen auftreten. Winge (1926) hat nachgewiesen, daß die von Bannier gegebenen Zahlen unzutreffend sind. Und nach den beigegebenen Figuren zu schließen, scheint das Resultat wenigstens sehr zweifelhaft zu sein.

Nach den übereinstimmenden Angaben von Murbeck und Strasburger soll bei *Alchemilla arvensis* die Eizelle befruchtet werden, zum Unterschied von der Mehrzahl der *Alchemilla*-Arten. Böös (1924) ist in einer späteren Untersuchung zu dem Resultat gekommen, daß auch diese Art apomiktisch und zwar diploid parthenogenetisch sei. In der axilen Archesporzelle kommen zwar Prophasenstadien zur heterotypischen Teilung vor, aber sie kommt gewöhnlich nicht über das Synapsisstadium hinaus, sondern wird verdrängt und desorganisiert. Ausnahmsweise kann sie jedoch die heterotypische und homöotypische Teilung vollenden, aber die Tetradenzellen desorganisieren bald und bringen keine Embryosäcke hervor. Die angrenzenden Zellen des Archespors verhalten sich ungefähr wie bei den parthenogenetischen Alchemillen und bilden Embryosäcke mit diploiden Kernen aus.

Böös konnte die Angaben Murbecks bestätigen, daß der Pollen auf der Narbe keimt und Pollenschläuche ins Samengewebe hinabtreibt. Eine Befruchtung hat er aber niemals feststellen können. Da die Embryosäcke, die eine vollständige Entwicklung erreichen, diploid sind, kommt Böös zu dem Schluß, daß hier Apomixis vorkommt. Versuche auf experimentellem Wege Parthenogenesis zu beweisen, haben nicht zum gewünschten Resultat geführt. Weitere Untersuchungen scheinen jedoch nötig, um eine sichere Entscheidung zu erreichen.

Apogamie bei den Angiospermen

Während bei den Pteridophyten Apomixis in der Form von Apogamie eine ziemlich allgemein vorkommende Erscheinung ist, sind die Fälle, wo Apogamie in der Bedeutung, daß andere Zellen des Gametophyten als die Eizelle zu Embryonen werden, unter den Angiospermen sehr selten. Die Erscheinung gehört gewissermaßen unter den Begriff Polyembryonie und Adventivembryobildung.

Auffällig ist jedenfalls, daß bei diploidparthenogenetischen Embryosäcken nicht häufiger eine Vermehrung der Zahl der Embryonen zu sehen ist. Winkler hat bei der Besprechung der eventuellen Beziehungen zwischen Parthenogenesis und Nuzellarembryonie auf den Umstand hingewiesen, daß „die Adventivembryobildung aus Nuzelluszellen so gut wie immer, Parthenogenesis dagegen

so gut wie nie mit Polyembryonie verknüpft zu sein pflegt.“ Mit der Betrachtungsweise STRASBURGERS, daß die diploide Embryosackmutterzelle nur eine rein vegetative Zelle sei, sollte man doch erwarten, daß die diploiden Synergiden

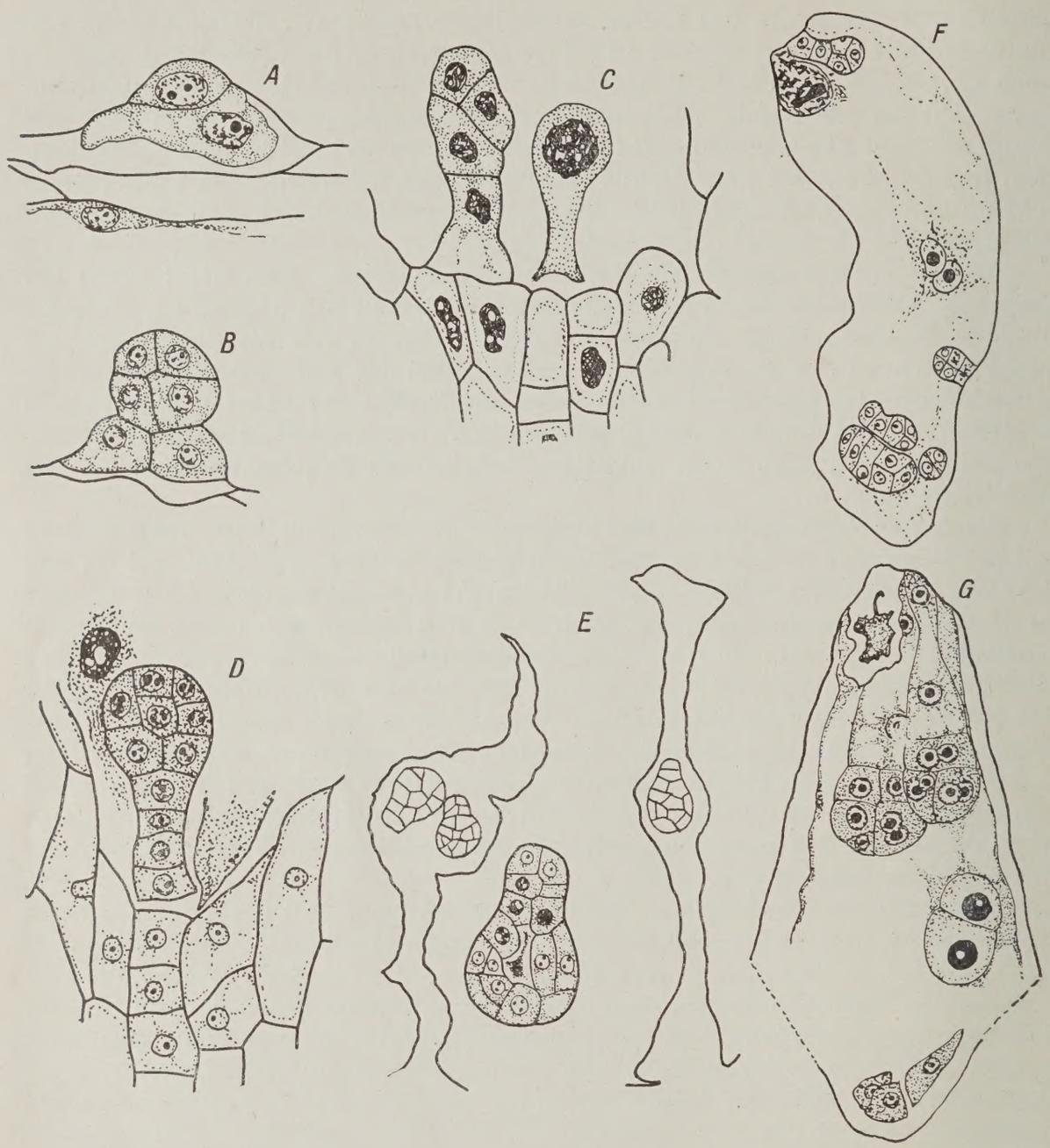


Abb. 22. Apogamie und Adventivembryobildung bei *Allium odorum* (*A*—*F*) und *Alchemilla sericata* (*G*). *A*, *B* Junge Adventivembryonen an der Innenseite des Integuments. *C* Antipodenembryo, daneben die Reste der beiden anderen Antipoden. *E* Geschrumpfte Samenanlagen eines kastrierten Fruchtknotens mit zwei, resp. einem Embryo, daneben der eine, stärker vergrößert. *F* Embryosack mit Eiembryo, drei Antipodenembryonen und einem Adventivembryo. *G* Oberer und unterer Teil eines Embryosackes mit zwei Embryonen, von denen der eine aus der Synergide entstanden ist. *A*—*E* nach HABERLANDT (1922), *F* nach MODILEWSKI (1925), *G* nach MURBECK (1902).

und Antipoden ebenso gut wie die Eizelle zu Keimen auswachsen könnten. Daß dies im allgemeinen nicht zutrifft, spricht sehr für die Richtigkeit der Auffassung, daß auch bei diploiden Embryosäcken die Eizelle eine Sonderstellung gegenüber den übrigen Zellen des Gametophyten einnimmt.

Synergiden-Embryonen sind nun bei einigen diploid-parthenogenetischen Pflanzen beschrieben worden. Bei *Alchemilla sericata* kommen sie nach Murbeck als gelegentliche Ausnahme vor (Abb. 22). Ebenso, wenngleich häufiger bei *Burmannia coelestis* nach Ernst und Bernard. In älteren Embryosäcken von *Eupatorium glandulosum* fand Holmgren (1919), aber nur vereinzelt, daß neben dem großen legitimen Embryo ein kleiner hervorsproßt, der jedoch allem Anschein nach doch als eine Sprossung aus dem Suspensor aufzufassen ist.

Bei *Allium odorum* kommen häufig auch Antipodenembryonen vor. Sie sollen nach Haberlandt (1923) diploid sein, obwohl der Embryosack haploid ist. Modilewski (1925) behauptet seinerseits, daß dieselben haploid sind, daß also haploide Apogamie vorliegen sollte. Die cytologischen Verhältnisse scheinen doch nicht ganz klar zu sein.

Als ein besonderer Fall von Apogamie wurde früher die Embryobildung von *Balanophora elongata* und *indica* angesehen, indem eine zentrale Zelle des Endosperms die Embryoinitiale bilden sollte. Spätere Untersuchungen von Ernst (1913, 1914) haben gelehrt, daß die vermutete Embryobildung aus Endospermzellen auf fehlerhafter Beobachtung beruht, und daß hier in Wirklichkeit diploide Parthenogenesis vorliegt.

Bei einigen *Hieracium*-Arten aus der *Pilosella*-Gruppe wird auch Embryobildung, aus dem Endosperm hervorsprossend, beschrieben (vgl. Rosenberg, Haberlandt, Schnarf). Diese Angaben sind jedoch nach meiner jetzigen Erfahrung wahrscheinlich nicht zutreffend. In einigen Fällen ist die Erscheinung sicher so zu erklären, daß in demselben Nuzellus mehrere aposporische Embryosäcke zur Embryo- und Endospermbildung gelangt sind, wobei die verschiedenen Endospermgewebe eng untereinander gedrückt und ineinander eingewickelt erscheinen und die Grenzen dazwischen nur mit Schwierigkeit festzustellen sind. Die Embryonen geben dabei den Anschein, als ob sie aus Endospermzellen hervorsproßten.

Nuzellarembryonie

Nuzellar- oder Adventivembryonie wird gewöhnlich als ein Spezialfall unter Polyembryonie gerechnet. Das Charakteristische dafür ist der extrasaccale Ursprung der Embryonen. Nuzellus- oder Integument-Zellen in der Nähe des Embryosackes entwickeln sich zu keimähnlichen Gebilden und wachsen in den Hohlraum des Embryosackes hinein, wo sie sich zu Adventivembryonen ausbilden. Ein Unterschied von normalen, sexuell entstandenen Embryonen besteht eigentlich nur darin, daß den Nuzellarembryonen ein Suspensor fehlt.

Die Embryoinitialen haben zwar ihre Lage in der Nähe des Embryosackes, sie brauchen aber nicht unmittelbar mit demselben in Berührung zu stehen. Gewöhnlich gehören diese Zellen dem Nuzellus an. In einigen Fällen, wie bei *Allium odorum* stammen die Adventivembryonen aus den Zellen des inneren Integuments; der Nuzellus selbst wird dabei früh von dem heranwachsenden Embryosack verdrängt.

Die Initiale kann eine einzige Zelle sein, nicht selten aber auch ein mehr oder weniger umfangreicher Zellkomplex in der Nähe des Embryosackes.

In den meisten Fällen, wo Nuzellarembryonie angegeben worden ist, wird der Embryosack in gewöhnlicher Weise nach Reduktionsteilung der Embryosackmutterzelle angelegt und ausgebildet. Die Eizelle ist also haploid. Nuzellarembryonie ist aber auch bei einigen Pflanzen mit diploider Embryosackbildung, wie *Alchemilla* und *Ochna* (Francini [1928]) nachgewiesen worden.

Die Beziehung der Nuzellarembryonie zur Befruchtung ist sehr verschieden. Inwieweit die Befruchtung oder die Pollination überhaupt als Auslösungsmoment

für die Entstehung der Adventivembryonen nötig ist, ist noch nicht in allen Fällen klargestellt.

Für einige Pflanzen wie *Spathiphyllum*, *Funchia*, *Citrus*, *Zygopetalum*, scheint jedenfalls Pollinierung unbedingt nötig zu sein. Diese Erscheinung wäre demnach als Merospermie zu bezeichnen.

Andererseits kommt Nuzellarembryonie bei einigen Pflanzen zustande ohne Mitwirkung jeglichen Befruchtungs- oder Pollinierungsaktes; so bei *Spiranthes*, *Coelebogyne ilicifolia*, *Euphorbia*. Hierher könnte man auch einige diploid-parthenogenetische Arten rechnen, die außer dem Eiembryo auch Nuzellarembryonen ausbilden, wie *Alchemilla* (Murbeck).

Ob bei *Nigritella*, *Nothoscordium* und einigen anderen Pflanzen der Bestäubungsreiz für die Fruchtbildung erforderlich ist oder nicht, bleibt noch zu ermitteln.

Eine besondere Stellung nehmen *Allium odorum*, viele *Rosa*-Arten und *Ochna* ein.

Für *Allium odorum* wird von verschiedenen Forschern angegeben, daß Pollination und Befruchtung gleichzeitig mit Adventivembryobildung vorkommt. Nach Modilewski (1925) ist Befruchtung hier eine notwendige Bedingung für die Adventivembryobildung. Andererseits scheint aus Haberlandts Kastrierungsversuchen hervorzugehen, daß Adventivembryonen und auch Eiembryonen ohne vorausgegangene Pollination ausgebildet werden können (Abb. 22).

Bei *Allium odorum* kommt außerdem Apogamie vor, indem Synergiden und Antipoden zu Embryonen auswachsen. Da die Embryosäcke haploid sind, sollte man hier haploide Apogamie erwarten. Haberlandt fand aber tatsächlich in den Antipoden-Embryonen die diploide Chromosomenzahl und erklärt dies durch die Annahme einer Kernverschmelzung in den auswachsenden Antipoden. Die Verhältnisse liegen aber nicht ganz klar vor, weil Modilewski in den Antipoden-Embryonen die haploide Chromosomenzahl nachweisen konnte. Die Antipoden-Embryonen sterben jedenfalls nach einiger Zeit ab.

Sehr eigenartige Verhältnisse charakterisieren die Embryobildung bei *Ochna multiflora* nach Francinis Untersuchungen (1928). Die Embryosackmutterzelle bildet direkt einen diploiden Embryosack aus, also nach dem *Antennaria*-Schema. Daneben kommt auch somatische Aposporie vor. Eigentümlich ist, daß die Eizelle dieser diploiden Embryosäcke nicht den Embryo bildet, sondern degeneriert. Die Art ist jedoch durch eine hohe Fertilität ausgezeichnet, was dadurch erklärt wird, daß Embryobildung aus einer Epidermiszelle des Integuments in der Nähe der Mikropyle ausging, „*embrionia extrasaccale*".

Bei den apomiktischen Arten der Gattung *Rosa*, deren cytologische Verhältnisse vor allem durch die schönen Untersuchungen Täckholms, sowie von Blackburn und Harrison genau bekannt sind, ist dagegen die Embryoentwicklung noch nicht ganz aufgeklärt. Es scheint aber ziemlich sichergestellt, daß auch hier Nuzellarembryonie vorkommt. Eine Reduktionsteilung findet in der Embryosackmutterzelle statt, zwar gewöhnlich unter Bildung von Gemini und univalenten Chromosomen, meistens in ganz bestimmten Zahlenverhältnissen. Eine „Schwächung" der Chromosomenbindung, wie bei vielen diploidparthenogenetischen Pflanzen, kommt gewöhnlich nicht vor. In der Nähe des Eiapparates entwickelt sich nach Täckholm ein Embryo, der allem Anschein nach aus einer Nuzelluszelle seinen Ursprung nimmt.

Von Ernst ist die Meinung ausgedrückt worden, daß Nuzellarembryonie in „genetischer Hinsicht" der Aposporie bedeutend näher stehe als der „Apogamie", d. h. der diploiden Parthenogenesis. Der aposporische Embryosack hätte eine starke Reduktion erlitten. Statt einen aposporischen Embryosack

zu erzeugen wird die extrasaccale Zelle direkt zur Eizelle oder Embryoinitiale. Nuzellarembryonie wäre dann ein Endstadium der Aposporie. Tatsächlich bestehen viele Übereinstimmungen zwischen Pflanzen mit Nuzellarembryonie und

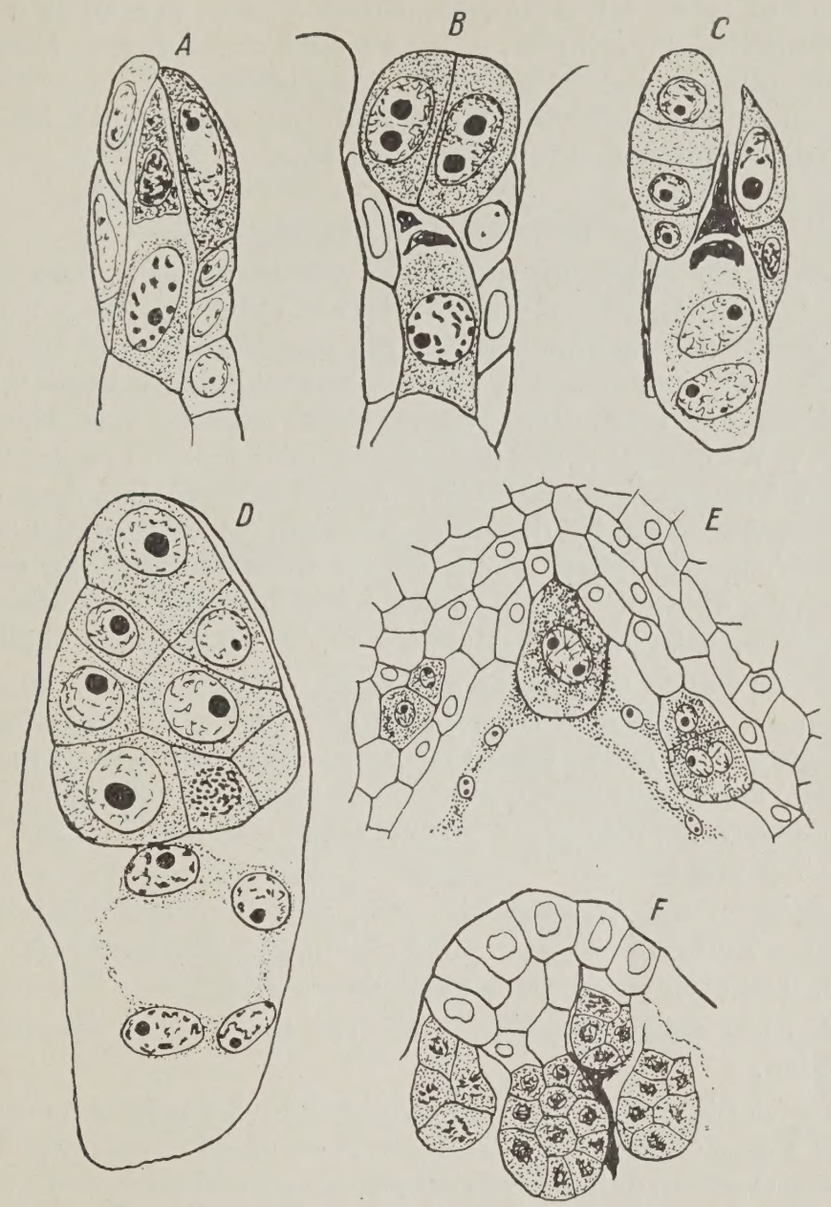


Abb. 23. Nuzellarembryonie. *A—D Nigritella nigra*. *A* Nuzellus, Embryosackdyade; eine Nuzelluszelle rechts oben embryonal geworden. *B* Nuzellus mit Tetrade und apikalem Embryo, aus der Epidermis hervorgegangen. *C* Zweikerniger Embryosack, von zwei abgestorbenen Tetradenzellen und zwei jungen Adventivembryonen überlagert. *D* Vierkerniger Embryosack und Adventivembryo. *E* Oberer Teil des Embryosackes von *Citrus trifoliata* mit Endosperm und befruchteter Eizelle; rechts und links im Nuzellus Zellen mit großem Kern und dichtem Cytoplasma, welche die Initialen zu Nuzellarembryonen darstellen. *F* Oberer Teil des Nuzellus und Embryosackes von *Spathiphyllum Patinii*; in der Mitte der Eiembryo mit Suspensor, rechts davon die Reste des Pollenschlauches; an beiden Seiten Nuzellarembryonen. *A—D* nach Afzelius (1928), *E* nach Osawa (1912), *F* nach Schürhoff und Jüssen (1925).

somatischer Aposporie. Die Embryosackzelle unterliegt in beiden Fällen einer normalen Reduktionsteilung, und die Eizelle des haploiden Embryosackes kann noch befruchtet werden. Andererseits scheint eine solche Betrachtungsweise von gewissen Gesichtspunkten aus etwas gezwungen. Nuzellarembryonie ist

doch ein Fall von vegetativer Propagation, die aber in einer ganz bestimmten Region der Pflanze vorkommt und dabei korrelativ bestimmt wird. Aposporie dagegen ist Gametophyten-Bildung mit apomiktisch auswachsenden Eizellen, die nicht als Propagation gerechnet werden kann. Besonders solche Fälle wie *Ochna* sind in dieser Hinsicht einleuchtend. Hier werden ja diploide aposporische Embryosäcke gebildet, deren Eizellen degenerieren, aber gleichzeitig findet Nuzellarembryonie als Ersatz der degenerierenden Eizellen statt. Man ist hier sogar versucht, an embryobildende Stoffe zu denken, die als Auslösungsmoment auf die vegetative Propagation wirken.

Aposporie bei den Angiospermen

Wie schon in der Einleitung angegeben wurde, definiert man Aposporie als die Entstehung eines Gametophyten, in diesem Falle also eines Embryosackes, aus anderen Zellen des Sporophyten als die Sporen. An und für sich braucht Aposporie nicht mit apomiktischer Embryoentwicklung verbunden zu sein, das beweisen vollauf die bekannten Regenerationsversuche aus Moossporogonen (Marchal, F. v. Wettstein). Bei den Farnen folgt jedoch auf Aposporie immer Apogamie, resp. Parthenogenesis. So ist es auch bei den bis jetzt bekannten Fällen von somatischer Aposporie bei den Angiospermen. Doch ist dabei zu bemerken, daß bei *Hieracium*, wie unten näher gezeigt wird, ein Embryo der parthenogenetisch in einem aposporen Embryosack entstanden ist, fortwährend imstande ist, auch haploide, befruchtungsbedürftige Embryosäcke auszubilden.

Aposporie wird auch kurz als apomeiotische Embryosackbildung charakterisiert. Wenn man den Begriff so weit definiert, ist es zweckmäßig generative Aposporie (Aposporia goniale, nach Chiarugi) und somatische Aposporie (Aposporia somatica) zu unterscheiden, je nachdem ein diploider Embryosack aus der Embryosackmutterzelle, resp. ihren Tochterzellen oder aus einer rein somatischen Zelle seinen Ursprung nimmt.

Charakteristisch für Aposporie ist also, daß aus einer diploiden Zelle des Sporophyten ein Embryosack, d. h. ein Gametophyt, und nicht nur ein Embryo gebildet wird. Dadurch unterscheidet sich dieser Prozeß von Nuzellarembryonie.

Hier sollen nur einige besondere Fälle von somatischer Aposporie kurz besprochen werden.

Da ist zuerst die eigenartige Embryosackbildung bei *Hieracium*-Arten der Untergattung *Pilosella* zu nennen. Ostenfelds und Raunkiaers Kastrationsversuche hatten ergeben, daß diese Arten partiell apomiktisch waren. Kreuzungsversuche hatten den exakten Beweis geliefert, daß tatsächlich auch befruchtungsfähige Embryosäcke ausgebildet werden können. Die embryologisch-cytologische Untersuchung ergab dann (Rosenberg 1905, 1906), daß die Makrosporenentwicklung zwar nach dem üblichen Schema mit Reduktions- und Tetradenteilung verläuft und haploide, befruchtungsbedürftige Embryosäcke ausgebildet werden. In den meisten Fällen wird jedoch die Makrospore früher oder später von einer somatischen Zelle, die als Embryosackinitiale funktioniert, verdrängt. Diese kann aus der Chalaza-Region oder aus der Nuzellusepidermis entstammen (Abb. 24, 25). Der aus dieser Initiale hervorgegangene Embryosack ist natürlich diploid, aber sonst ganz typisch gebaut, sogar die Kopulation der beiden Polkerne läßt sich nachweisen. Oft können mehrere solche Embryosackinitiale gleichzeitig im Nuzellus ausgebildet werden. Es kommen also bei *Hieracium* nebeneinander nicht nur amphimiktische und apomiktische Blüten vor, sondern sogar in demselben Nuzellus können beide Arten von Embryosäcken sich entwickeln.

In dem Maße wie die Embryosackanlagen heranwachsen, kommt eine Konkurrenz zwischen ihnen zustande, die meistens in einer Verdrängung des haploiden Embryosackes resultiert. Da die aposporischen Embryosäcke oft chalazalen Ursprungs sind, ist ein solches Endresultat ganz begreiflich. Wenn die aposporische

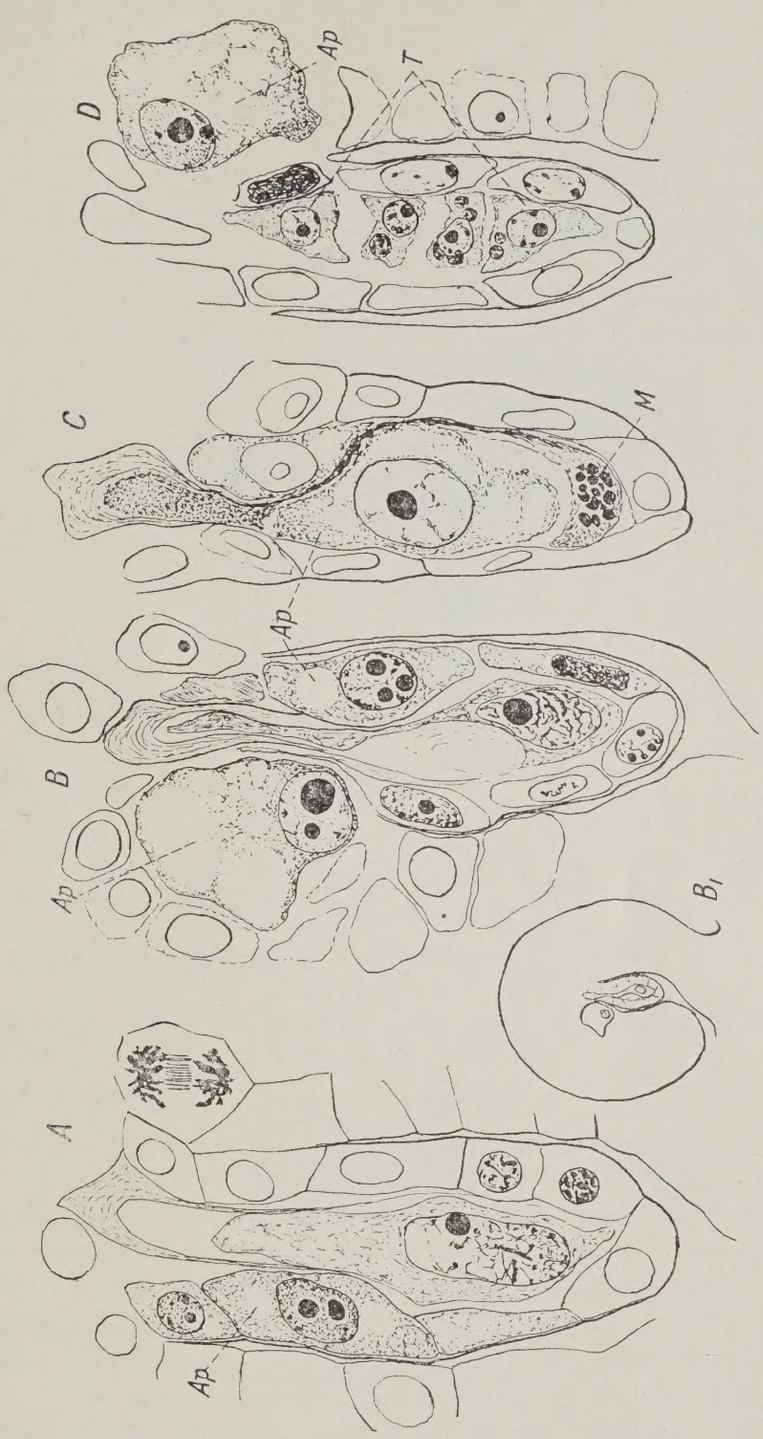


Abb. 24. Aposporie bei *Hieracium flagellare*. *A* Nuzellus mit einer plasmareichen Epidermiszelle (*Ap*), die wahrscheinlich die Anlage des aposporischen Embryosackes darstellt; Embryosackmutterzelle im Synapsis-Stadium. *B* Die Embryosackmutterzelle wird von heranwachsenden Nuzelluszellen (*Ap*) verdrängt. *B* Übersichtsbild derselben Samenanlage. *C* Die Makrosporenmutterzelle ist während der homeotypischen Teilung von einer aposporen Embryosackanlage fast verdrängt worden; *M* homeotypische Metaphasenplatte. *D* Die Embryosacktetrade (*T*) mit Zwergkernen beginnt von einem aposporen Embryosack in der Chalaza verdrängt zu werden. Original.

Embryosackbildung spät einsetzt, gelangt die haploide Embryosackanlage oft zur vollen Ausbildung und die Eizelle kann befruchtet werden. Der aposporische Embryosack wird dabei in seiner Weiterentwicklung gestört und bekommt eine oft sehr abweichende Gestalt. Die Verdrängung und Desorganisation der haploiden Makrospore kann in anderen Fällen sehr früh einsetzen, wobei der aposporische Embryosack den Platz des legitimen im Nuzellus einnimmt.

Wenn mehrere Embryosäcke in demselben Nuzellus vorkommen, zeigen oft einer oder einige eine sehr unregelmäßige Ausbildung. Es können sogar 16-kernige Embryosäcke gebildet werden. In anderen Fällen wird zwar ein Embryo ausgebildet, aber die übrigen Kerne sind in wechselnder Zahl vorhanden. HABERLANDT (1921) beschreibt einen Fall, wo der Embryosack außer dem Embryo nur noch drei große Kerne enthielt. Oft liegen zwei normal ausgebildete Embryosäcke hintereinander im Nuzellus (Abb. 25); wenn die Kerne noch in Teilung begriffen waren, konnte dabei in einigen Fällen festgetsellt werden, daß der mikropyläre Embryosack haploid, der chalazale diploid war (ROSENBERG 1906).

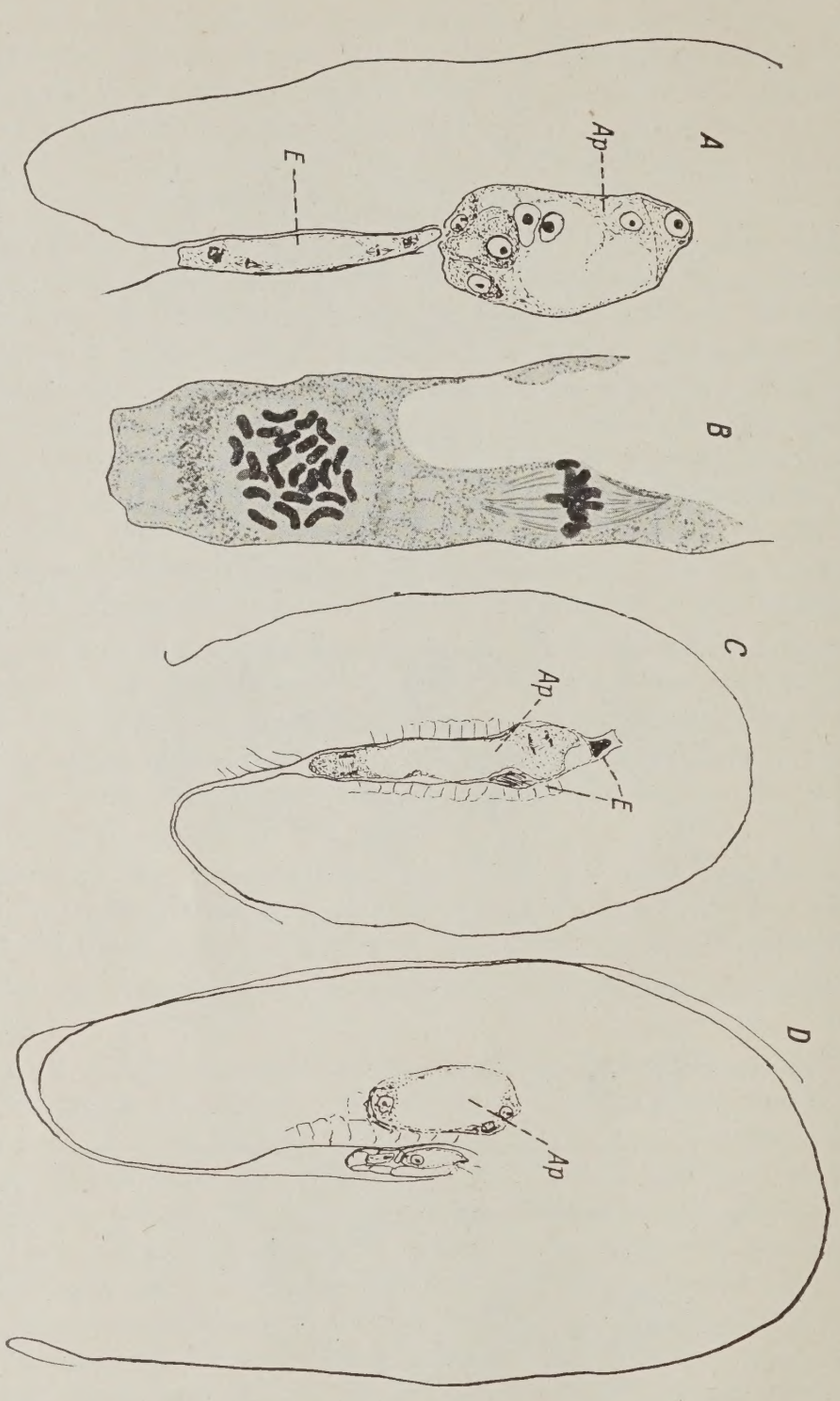


Abb. 25. Samenanlagen von *Hieracium*-Arten mit somatischer Aposporie. *A—C H. excellens*, aposporer Embryosack (*Ap*) und haploider Embryosack (*E*) hintereinander; im letzteren Metaphase des Vierkernstadiums, in *B* bei stärkerer Vergrößerung. *C* Der apospore Embryosack (*Ap*) hat die haploide Embryosackanlage (*E*) fast vollständig verdrängt. *D H. flagellare*, aposporer Embryosack aus einer Integumentzelle hervorgehend. Original.

Wenn mehrere aposporische Embryosäcke gleichzeitig zur vollen Ausbildung im Nuzellus gelangen, entwickelt jede Eizelle einen Embryo und es folgt

eine Art Polyembryonie. Jeder Embryosack entwickelt Endosperm, und die Embryonen kommen dann mitten in Endospermgewebe zu liegen. Es macht sogar den Eindruck, als ob Endospermzellen in Embryonen sich entwickelten. Wahrscheinlich beruhen die Angaben von Embryobildung aus Endospermzellen (vgl. HABERLANDT u. a.) eben darauf, daß mehrere Embryosäcke, je mit ihrem Endosperm und Embryo, dicht gedrängt in demselben Nuzellus heranwachsen (Abb. 27).

Diese eigentümlichen Entwicklungsvorgänge liegen bei *Hieracium* sehr klar vor, ganz besonders, weil hier das Archespor des Nuzellus einzellig ist. Ein Zweifel über den somatischen Ursprung der adventiven Embryosäcke kann nicht bestehen. In Fällen, wo ein mehrzelliges Archespor im Nuzellus vorkommt, wie bei *Artemisia*, *Alchemilla* und *Oxyria* ist es oft sehr schwer zu entscheiden, ob die Aposporie als generativ oder somatisch anzusehen ist. Jedenfalls ist es möglich, daß Übergänge zwischen beiden existieren.

CHIARUGI (1927) hat bei *Artemisia nitida* sehr schöne Beispiele von aposporischer Embryosackbildung angegeben (Abb. 28). Interessant ist, daß in dem-

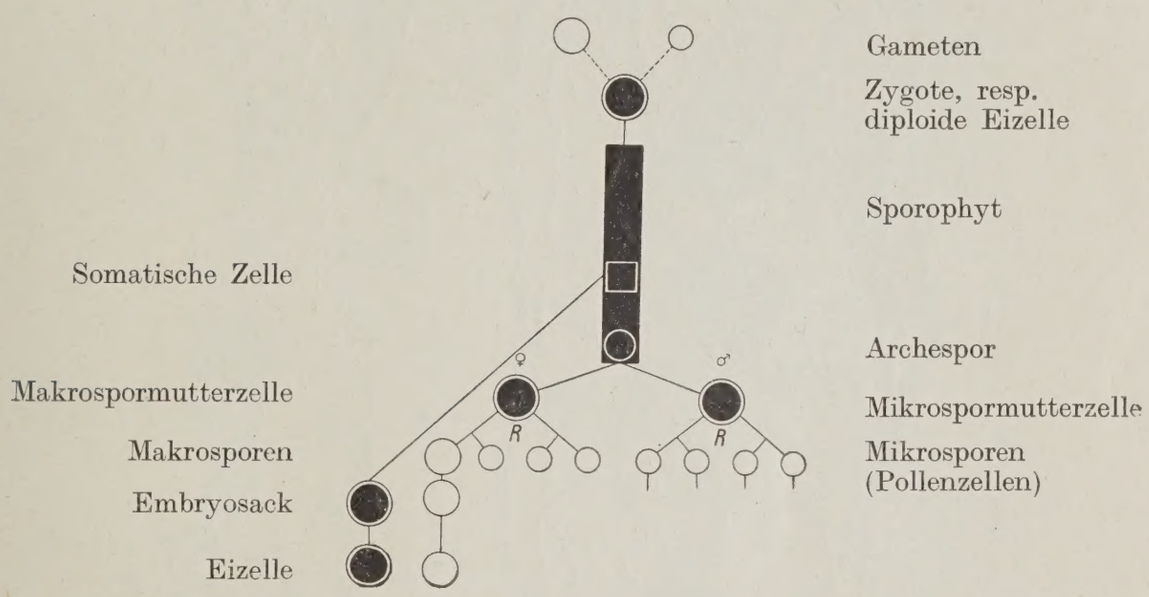


Abb. 26. Schematische Darstellung der Fortpflanzungstypen einer *Hieracium*-Art aus der Untergruppe *Pilosella*.

selben Nuzellus alle möglichen Entwicklungstypen des Embryosackes auftreten können: haploide, aus der Embryosackmutterzelle stammende, diploide, nach dem *Antennaria*-Schema ausgebildete (Aposporia goniale) und somatisch aposporische, aus Chalaza- oder Epidermis-Zellen hervorgegangene Typen. Das Archespor ist hier, wie gesagt, mehrzellig und daher die Grenze zwischen legitimen Embryosackmutterzellen und rein vegetativen Zellen schwer zu ziehen.

Einen ähnlichen Fall hat neulich EDMAN (1929) bei *Oxyria digyna* beschrieben. Eine zentrale Zelle stellt die legitime Embryosackmutterzelle dar, die nach Reduktions- und Tetradenteilung einen haploiden Embryosack bildet. Früher oder später entwickeln sich aus den angrenzenden Zellen, die meistens als Archesporzellen aufzufassen sind, auch diploide Embryosäcke. Dieser Fall stellt also eine instruktive Übergangsform zwischen generativer und somatischer Aposporie dar.

Es ist möglich, daß auch die Embryosackentwicklung in den Eu-Alchemillen in derselben Weise gedeutet werden kann. Die Grenze zwischen Archesporzellen und vegetativen Zellen ist hier jedenfalls oft schwer zu ziehen.

Bei *Ochna multiflora* kommen nach Francinis (1928) Untersuchungen dieselben Verhältnisse zum Vorschein. Sehr interessant ist dabei, daß die Eizelle

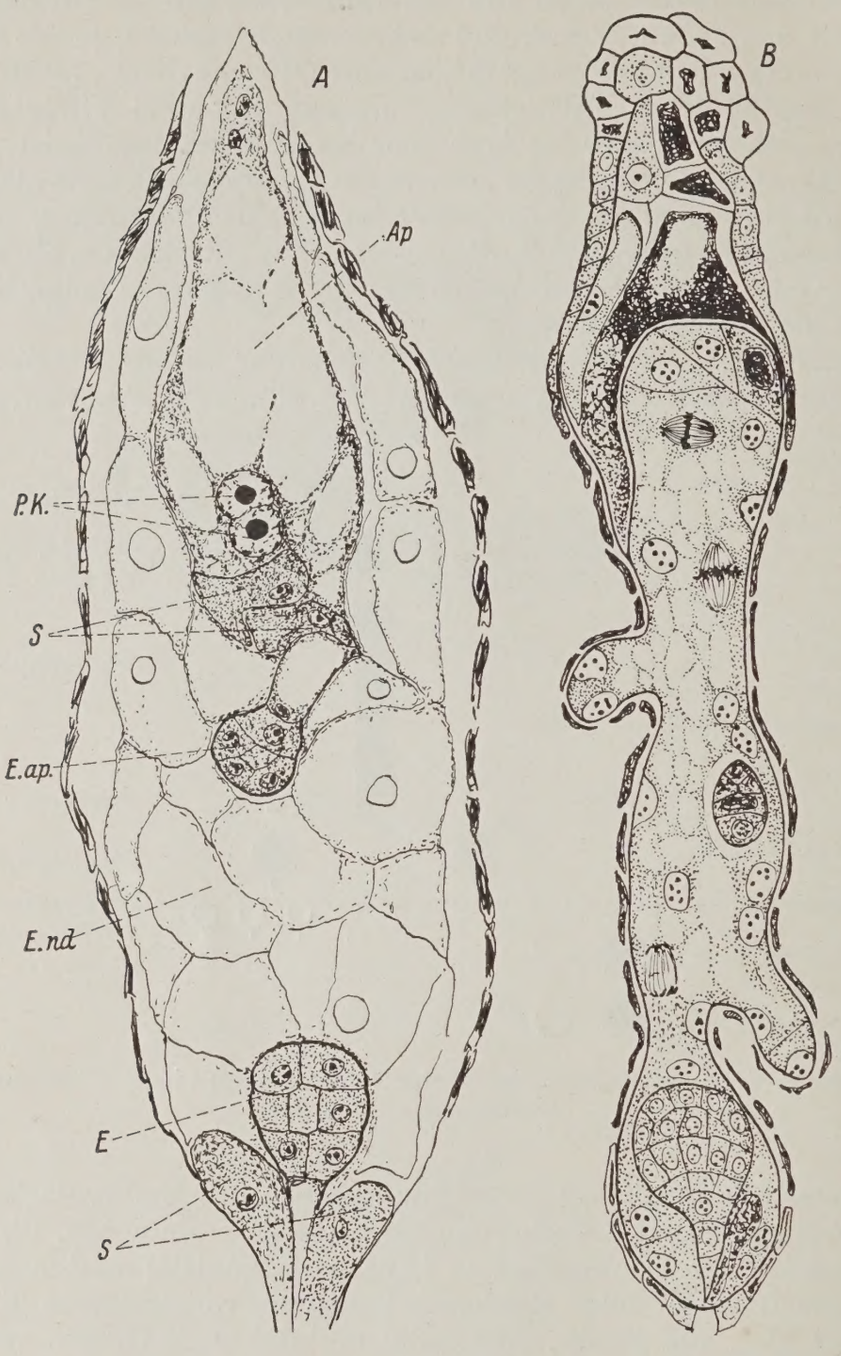


Abb. 27. Aposporie bei *Hieracium flagellare*. In beiden Figuren liegt der Mikropylarteil nach unten. *A* Zwei Embryosäcke in demselben Nuzellus, der eine mit Eiembryo (*E*), Synergiden (*S*) und Endosperm (*End*); in dem Endosperm liegt ein zweiter Embryosack (*Ap*) mit Eiembryo (*E. ap*) nach unten gerichtet, Synergiden (*S*) und zwei Polkernen (*PK*). Beide Embryosäcke sind sicher aposporen Ursprungs. *B* Aposporer Embryosack mit Eiembryo und einem „Endospermembryo". *A* Original, *B* nach Haberlandt (1921).

der Embryosäcke, auch der diploiden, früher oder später desorganisiert wird, wie bei *Artemisia nitida*. Statt dessen findet bei *Ochna* die Embryobildung durch Nuzellarembryonie statt.

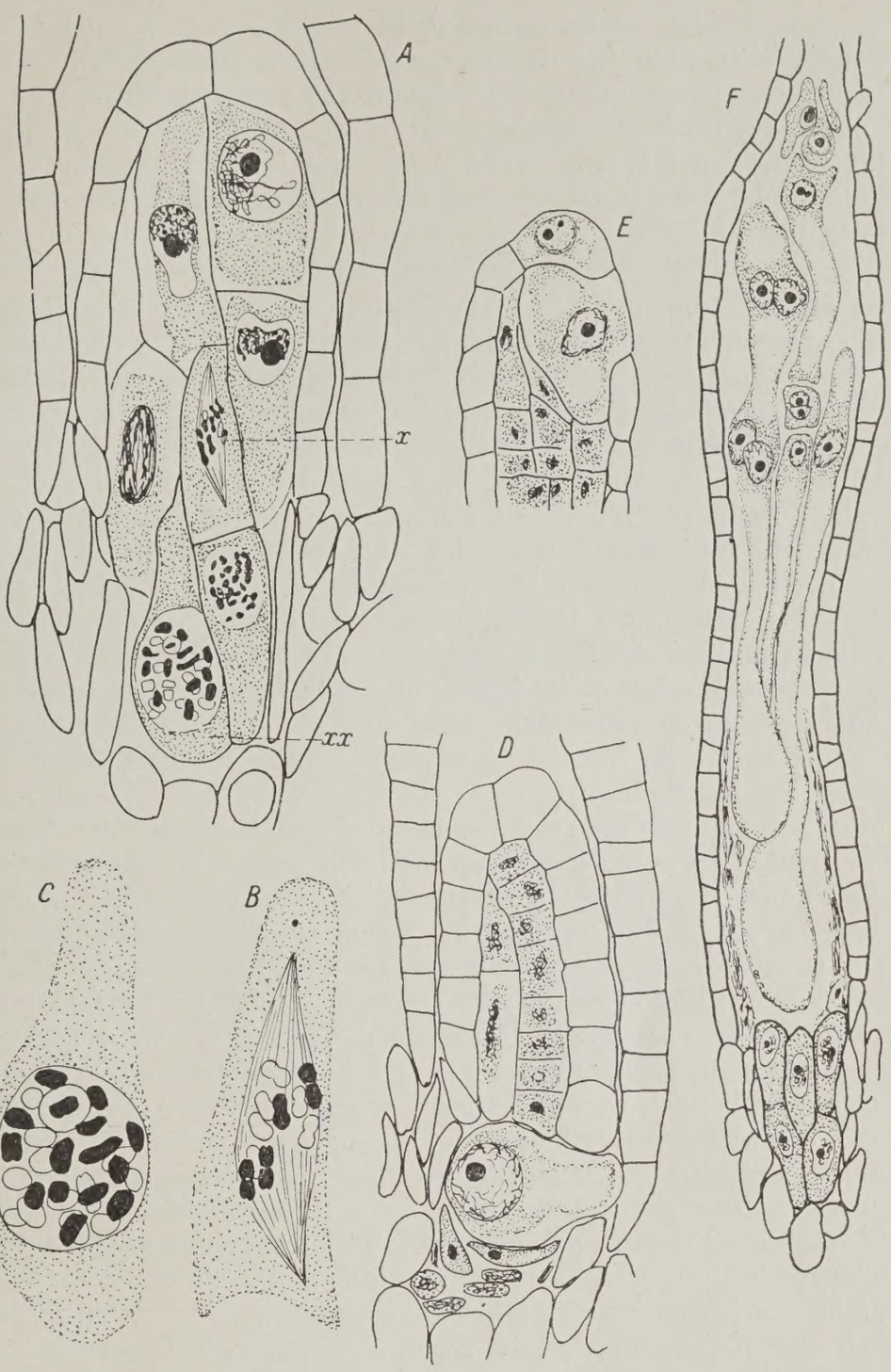


Abb. 28. *Artemisia nitida*. Embroysackbildung. *A* Nuzellus mit mehrzelligem Archespor, die drei oberen Zellen mit dem Kern in Synapsis; bei × (in *B* stärker vergrößert) heterotype Metaphase, bei × × (vgl. *C*) semiheterotype Prophase. *D*, *E* Nuzellus mit aposporer Embryosackanlage in der Epidermis. *F* Älteres Stadium mit mehreren Embryosäcken. Nach CHIARUGI (1927).

Die cytologischen Vorgänge bei der Sporenbildung habituell parthenogenetischer Pflanzen

Für das Verständnis des Problems der Entstehung der Apomixis ist u. a. auch eine genaue Kenntnis der cytologischen Verhältnisse bei der Bildung der Keimzellen sehr wichtig. Hat sich doch herausgestellt, daß die Eizelle bei der habituellen Parthenogenesis in der weitaus überwiegenden Zahl der Fälle diploider

Natur ist. Bemerkenswert ist nun, daß in vielen Fällen, besonders unter den Angiospermen, sich auch bei der Mikrosporenentwicklung, bzw. Bildung von männlichen Keimzellen mehr oder weniger durchgreifende Störungen einstellen, die möglicherweise im Zusammenhang mit der Tendenz zur Apomixis gebracht werden könnten. Im folgenden wird daher eine kurze Übersicht von der Reduktionsteilung, bzw. deren Degeneration bei parthenogenetischen und apogamen Pflanzen gegeben.

Mikrosporenbildung

Es ist zweckmäßig, mit einer Darstellung der Mikrosporenbildung zu beginnen, da hier die Reduktionsteilung, wenn auch in mehr oder weniger veränderter Weise noch besteht. Störungen der Mikrosporen-, bzw. Pollenbildung, die schließlich zu völliger Pollensterilität führen können, sind eine mit der apomiktischen Embryobildung nahe verbundene Erscheinung. Das bedeutet aber nicht, daß Apomixis in allen Fällen mit Pollensterilität verbunden sein muß. Dies beweisen Fälle wie *Hieracium aurantiacum* und *Zephyranthes texana*, wo tatsächlich noch vollkommen normaler und funktionsfähiger Pollen gebildet wird. Auch *Erigeron annuus* bildet wenigstens äußerlich normale Pollen aus.

In gewissen Fällen, wo Pollensterilität festgestellt worden ist, stellt sich heraus, daß in einigen Antheren noch lauter wohlgebildete Pollenzellen vorkommen, wie bei *Wickstroemia indica* und *Elatostema acuminatum*, während andere Antheren durch eine mehr oder weniger hochgradige Pollensterilität gekennzeichnet sind. Es besteht also hier eine gewisse Labilität bei der Entwicklung der Pollenzellen.

Im allgemeinen kann man doch sagen, daß habituell apomiktische Pflanzen durch eine mehr oder weniger weitgehende Pollensterilität charakterisiert sind. Es erhebt sich dann die Frage, wo die Ursache derselben zu suchen ist und weiter, wie die heterotypische Teilung sich in den verschiedenen Sterilitätstypen abspielt. Die letzte Frage soll zuerst behandelt werden.

Genau durchgeführte cytologische Untersuchungen der letzten Jahre haben nun ergeben, daß hier graduelle Unterschiede bestehen, von anscheinend vollkommen normal ausgeführter Meiosis bis zu mehr oder weniger stark gestörten Teilungen, die schließlich in vegetative Kernteilungsphasen übergehen.

Bei den am wenigsten veränderten Teilungstypen treten die Degenerationserscheinungen meistens erst nach erfolgter Tetradenteilung ein. Bei *Alchemilla speciosa* machen die Pollenmutterzellen ein Synapsisstadium durch, in der Diakinese werden 32 Gemini gebildet, es folgt eine regelmäßige heterotype und eine homöotype Teilung und Tetradenbildung. Ungefähr dieselben Verhältnisse zeigen *Wickstroemia indica* und *Elatostema acuminatum*. In vielen Pollenkörnern findet auch eine Kernteilung statt. Dann aber folgt die Degeneration.

Hierher gehören vor allem auch viele *Hieracium*-Arten der Untergattung *Pilosella*, sowie *Rosa*-Arten aus der *canina* Gruppe. Die Reduktionsteilung geht meistens ganz normal von statten, nur mit dem Unterschied, daß in vielen Arten Gemini und univalente Chromosomen, aber in für jede Art ganz bestimmter Zahl, gebildet werden. Das Auftreten von Gemini und univalenten Chromosomen hängt hier sehr wahrscheinlich davon ab, daß die Gameten-Kerne der Eltern-Arten sich in bezug auf die Chromosomenzahl unterscheiden. Besonders bei der Gattung *Rosa* kommt eine Musterkarte von verschiedenen, aber ganz bestimmten Zahlenverhältnissen bei den Gemini und univalenten Chromosomen vor (Täckholm, 1922).

Eine andere Gruppe ist dadurch charakterisiert, daß allerdings noch ein Synapsisstadium besteht. In der Diakinese zeigt jedoch die Geminibildung Störungen. Die Paarigkeit der Chromosomen ist oft sehr undeutlich. Eine

wechselnde Zahl von Gemini charakterisiert die Diakinese sowie die Metaphase und univalente Chromosomen finden sich in der Kernteilungsfigur in wechselnder Zahl vor. Beispiele von diesem Typus geben die apomiktischen *Taraxacum*-Formen (Juel, 1900, Osawa, 1913) und *Hieracium boreale* (Rosenberg, 1927).

Eine dritte Gruppe repräsentieren solche Arten, wo in der Diakinese die Bildung von Gemini vollständig oder fast vollständig unterbleibt und die Reduktionsteilung schließlich durch eine sog. semiheterotype Kernteilung ersetzt wird (Abb. 29). Die Kernteilungsbilder sind dabei überaus unregelmäßig und verwirrend und in vielen Fällen nur mit größter Schwierigkeit aneinanderzureihen. Hierher gehören vor allem die *Hieracium*-Arten der Untergattung *Euhieracium*, *Eupatorium glandulosum* (Holmgren, 1919) und *Artemisia nitida* (Chiarugi, 1927). In der Diakinese sind die Chromosomen alle ungepaart. Es erfolgt eine semiheterotype Teilung, wo in der Metaphase die univalenten

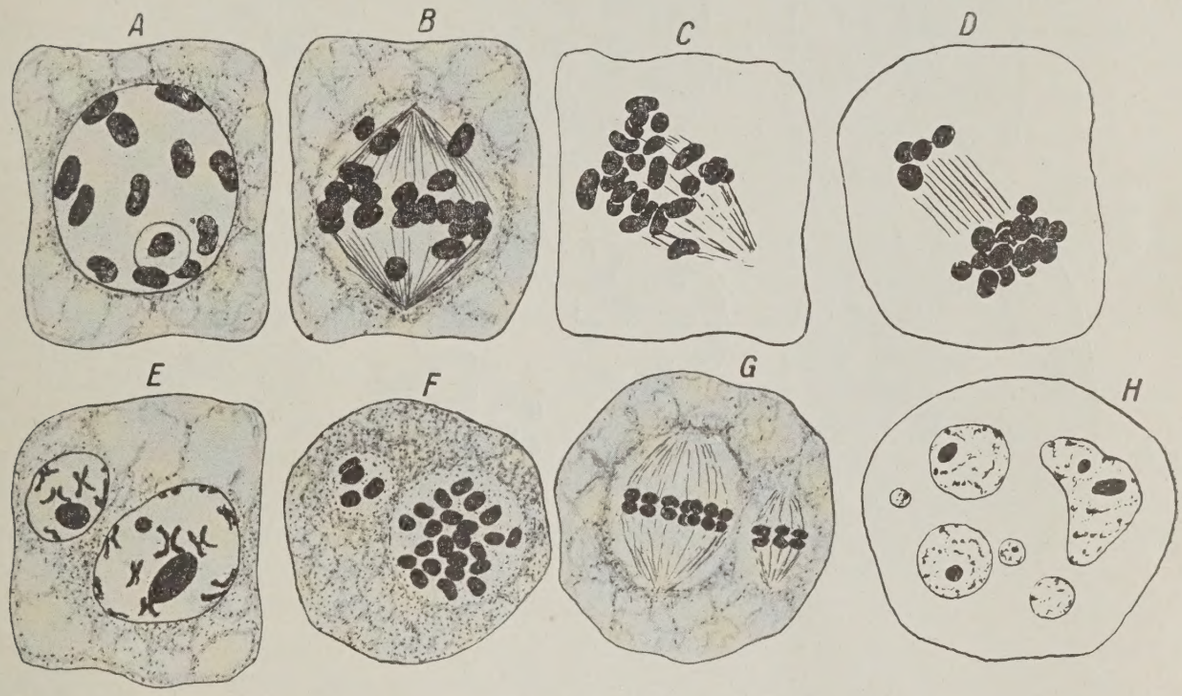


Abb. 29. Semiheterotype Teilung in den Pollenmutterzellen apomiktischer *Eu-Hieracium*-Arten. *A—D H. levigatum*, *E—G H. lacerum*, *H H. boreale*. *A* Prophase. *B*, *C* Metaphase. *D* Anaphase. *E* Interkinese. *F*, *G* Metaphase der homeotypen Teilung, in *F* Polansicht. *H* Pollenmutterzelle nach vollendeter Teilung. Original.

Chromosomen in der Spindelfigur unregelmäßig verteilt liegen. Die Chromosomen werden in wechselnder Zahl nach den Polen geführt. Es folgt gewöhnlich eine homöotypische Teilung mit längsgespalteten Chromosomen und Tetraden oder Polyaden mit oft sehr verschiedener Anzahl von Chromosomen werden gebildet. Die Degeneration setzt dann ein, kann aber auch schon während der Interkinese erfolgen.

Bei vielen Pollenmutterzellen wird die erste, der heterotypischen entsprechende Teilung unterdrückt und ein sog. Restitutionskern gebildet, wo die Chromosomen, jetzt längsgespaltet, in der diploiden Zahl auftreten (Abb. 30). Bei *Hieracium* folgt dann eine Teilung, die sehr regelmäßig erscheint mit einer Kernplatte von längsgespalteten Chromosomen. Es werden Dyaden gebildet und diese bilden sich schließlich zu Pollenkörnern, zwei von jeder Pollenmutterzelle aus. Bei *Artemisia nitida* sollen dagegen nach der Restitutionskernbildung zwei Teilungen erfolgen, so daß schließlich Tetraden und vier Pollenkörner

gebildet werden (Abb. 30 H—M). Die Restitutionskernbildung kann in vielen Fällen sehr früh, schon während der Diakinese einsetzen und als Grenzfall bekommt man dann eine Äquationsteilung des Kerns der Pollenmutterzelle und demnach diploide Pollenzellen.

Interessant ist nun, daß ähnliche Teilungsstadien mit Restitutionskernbildung auch bei vielen Bastarden nachgewiesen worden sind. Und es fragt sich,

Abb. 30. Restitutionskernbildung. *A—C, E—G Hieracium sabaudum, D, H H. lacerum, H—M Artemisia nitida.* *A* Pollenmutterzelle in heterotyper Metaphase. *B* Interkinese. *C* Restitutionskern. *D, E* Interkinese mit längsgespalteten Chromosomen. *F, G* Metaphase der homeotypen Teilung, *F* Polansicht. *H* Semiheterotype Metaphase. *I* Kontraktionsstadium. *K* Dasselbe mit gespalteten Chromosomen. *L* Teilung des Kontraktions-(Restitutions-)Kerns. *M* Zweite Teilung desselben. *A—G* Original. *H—M* nach Chiarugi (1927).

ob nicht dieselbe Ursache für diese Reduktionsteilungs-Degeneration in beiden Fällen verantwortlich ist. Die Geminibildung ist gestört worden und es folgt eine Unterdrückung der heterotypischen Teilung und Übergang zu einem einzigen Restitutionskern mit der diploiden Chromosomenzahl.

Eine solche Gruppierung des Tatsachenmaterials führt also stufenweise von einer normalen Reduktionsteilung zu einer rein somatischen Teilung mit der

diploiden Anzahl von Chromosomen. Besonders wenn wir die triploiden *Hieracium*-Formen sowie die *Rosa canina*-Formen berücksichtigen, gelangen wir von einem Reduktionsteilungstypus des *Drosera*-Schemas mit bestimmter Anzahl Gemini und univalenten Chromosomen zu einem Typus mit wechselnder Geminizahl und unregelmäßiger Meiosis. Dann folgt die semiheterotype Kernteilungsform. Wenn diese mit Restitutionskernbildung verbunden wird, ist die Vorbedingung zum Diploidwerden der Kerne und Äquationsteilung gegeben.

Aus einem Vergleich mit den cytologischen Verhältnissen bei Bastarden scheint hervorzugehen, daß die Auffassung nicht unberechtigt ist, daß auch die cytologischen Bilder bei der Reduktionsteilung bzw. deren Degeneration in den Pollenmutterzellen von vielen parthenogenetischen Arten auf Kreuzungsprodukte schließen lassen oder wenigstens, daß bei deren Bildung eine Kombination von Sexualzellen mit verschiedener Chromosomenzahl stattgefunden hat.

Wie können nun diese Erfahrungen von den Kernteilungsformen in den Pollenmutterzellen verwertet werden, um die Entwicklungswege, die die Embryosackmutterzellkerne zur diploiden Teilung führten, zu verstehen?

Makrosporenbildung

Es interessiert hier besonders die Frage, wie es kommt, daß der Embryosack bzw. Gametophyt apomiktischer Pflanzen die diploide Chromosomenzahl bekommt. Es fragt sich, ob die Mikrosporenentwicklung Aufschlüsse zur Klarlegung der Entstehungsweise der diploiden Kernteilung der Makrosporenmutterzelle geben kann.

Aus den zahlreichen Beobachtungen über die Entwicklung der Makrosporenmutterzelle (Embryosackmutterzelle) der habituell parthenogenetischen Pflanzen geht hervor, daß diese in frühen Entwicklungsstadien ein mehr somatisches Aussehen hat als die Mikrosporenmutterzelle. Der Kern ist meistens von Anfang an sehr chromatinarm. Das Ruhestadium des Kerns dauert oft sehr lange. Hinsichtlich des Vorkommens eines Synapsisstadiums in der Embryosackmutterzelle zeigen die apomiktischen Pflanzen ein verschiedenes Verhalten. Bei einigen findet sich die Synapsis regelmäßig, bei anderen fehlt sie völlig. Synapsis wird angegeben für *Antennaria alpina* (Juel 1900), *Taraxacum* (Juel 1905, Osawa 1913), *Alchemilla* (Strasburger 1904), *Erigeron annuus* (Tahara 1915, Holmgren 1919), *Marsilia Drummondii* (Strasburger 1907) u. a.

Ein Synapsisstadium fehlt bei *Wickstroemia indica* (Winkler 1906, Strasburger 1909), *Elatostema sessilis* (Strasburger 1910), *Burmannia coelestis* (Ernst und Bernard 1912), *Balanophora elongata* (Ernst 1913), *Eu-Hieracium*-Arten (Rosenberg 1917), *Eupatorium glandulosum* (Holmgren 1919).

Bei *Alchemilla* kommt nach Strasburger ein außerordentlich langes Synapsisstadium vor. Er erklärt diese lange Prophase durch die Annahme, daß entwicklungshemmende Verhältnisse sich einstellen, wenn die Embryosackmutterzelle von dem phylogenetisch bestimmten heterotypen Wege zu einer somatischen Teilung übergeht.

In der Diakinese ist der Unterschied von den Verhältnissen bei sexuellen Pflanzen besonders klar hervortretend. Die Chromosomen zeigen bei den meisten apomiktischen Arten überhaupt keine Paarungstendenz. Sie haben einen gewissermaßen vegetativen Charakter angenommen. Sie sind gewöhnlich nicht kurz und gedrungen wie in den heterotypen Teilungen, sondern mehr oder weniger langgestreckt und stabförmig. Die Zahl derselben ist diploid. Bei einigen Pflanzen wie *Erigeron annuus* haben sie doch ein mehr heterotypes Aussehen, kurz und gedrungen, aber univalent wie in einer semiheterotypen Teilung.

Die folgende Metaphase scheint in den meisten Fällen sehr schnell zu verlaufen, und ähnelt ganz einer gewöhnlichen somatischen Teilung mit längsgespalteten Chromosomen.

Es scheint also, daß bei den apomiktischen Arten der Embryosackkern schon sehr früh in eine somatische Teilung übergeht und abgesehen von einem hier und da vorkommenden Synapsisstadium sehr wenig von dem heterotypen Charakter beibehalten hat.

Indessen liegen einige interessante Angaben vor, woraus hervorgeht, daß bei einigen Pflanzen verschiedene Diakinesenstadien vorkommen können. Juel fand (1905) bei *Taraxacum*, daß die Chromosomen in der Diakinese zuerst kurz und klumpenförmig waren, später aber langgestreckt und gespalten (Abb. 20). Er deutet die Sache so, daß in der Diakinese ein Umschlag stattgefunden hat, „indem der Kern sich von nun an nach den Regeln der homöotypischen Teilungsart richtet." Ähnliche Entwicklungsstadien sind auch von Schkorbatow (1910), Osawa (1913) und Sears (1928) nachgewiesen worden. Allem Anschein nach handelt es sich hier um eine beginnende semiheterotype Kernteilung, die zu Restitutionskernbildung führt und dann in eine regelmäßige Äquationsteilung übergeht. Die Embryosackzelle wird ja bei *Taraxacum* einmal geteilt und die eine Dyadenzelle bildet den Embryosack. Es besteht hier also eine interessante Rekapitulation der in den Pollenmutterzellen vorkommenden Verhältnisse. Sears (1922) erklärt die ziemlich stark hervortretende Sterilität der Samenanlagen bei *Taraxacum* durch die Annahme einer solchen Amitose oder richtiger semiheterotypen Teilung, die nicht zur Restitutionskernbildung führte.

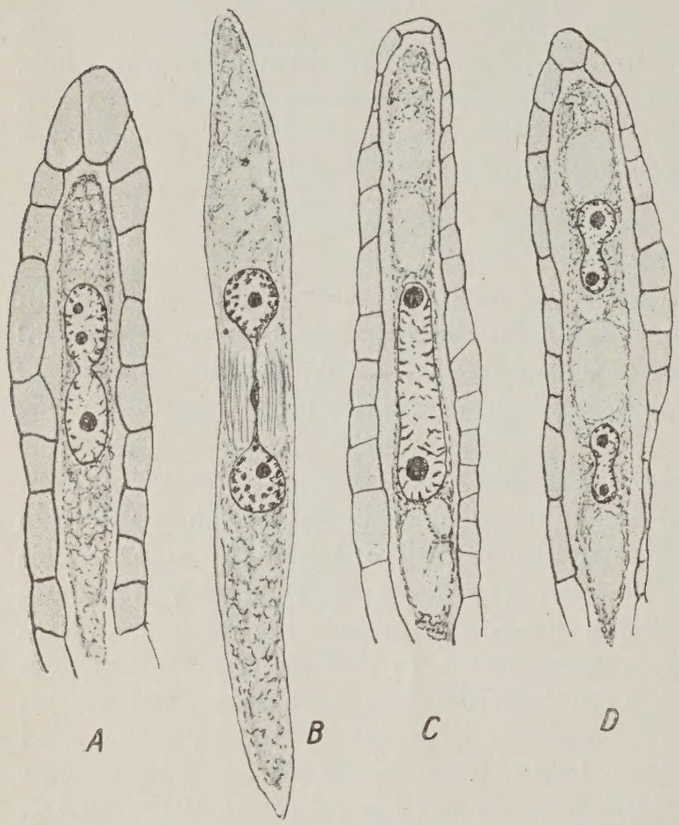


Abb. 31. *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus*. Verschiedene Entwicklungsstadien der Embryosackmutterzelle, die sehr an Restitutionskernteilung erinnern; in *D* paarweise „Verschmelzung" der Tetradenkerne. Nach Carano (1921).

Bei *Erigeron Karwinskianus* hat Carano (1921, 1924) Stadien beschrieben, die ganz unzweideutig Restitutionskernbildungen darstellen. Die Kernfigur in Abb. 31 A stellt ein Stadium dar, das doch sehr an Abb. 30 C erinnert. Abb. 31 C entspricht wohl einem Restitutionskern, analog wie bei *Taraxacum* (Abb. 20 B). Interessant ist Abb. 31 D, wo eine Art Restitutionskernbildung auch während der homöotypen Teilung vorzuliegen scheint. Die Pflanze ist außerdem partiell parthenogenetisch, so daß die Reduktionsteilung in gewissen Embryosackmutterzellen regelmäßig verlaufen kann. Auch *Artemisia nitida* zeigt nach Chiarugis (1927) Untersuchungen tatsächlich in den Embryosackmutterzellen ganz dieselben Übergangsformen von Reduktionsteilung in diploide Äquationsteilung, wie sie in den Pollenmutterzellen vorkommen.

Zusammenfassend kann man also sagen, daß die Tendenz zu einer heterotypen Teilung in den Embryosackmutterzellen apomiktischer Pflanzen sehr schwach ist: gewöhnlich geht der Kern sehr früh in eine somatische Äquationsteilung über. Andererseits finden sich auch Fälle, die auf eine noch bestehende, obwohl schwache heterotype Tendenz hinweisen: kurze, klumpenförmige Diakinesechromosomen sowie semiheterotype Teilungsstadien. Der Nachweis von Restitutionskernbildung in einigen Fällen macht die Annahme zulässig, daß wenigstens ein Teil der parthenogenetischen Embryosäcke durch derartige Vorgänge diploid werden. Dies widerspricht allerdings nicht der Auffassung, daß die Teilung des Embryosackmutterzellenkerns in anderen Fällen schon von Anfang an in eine somatische Richtung gelenkt wird (Holmgren,1919, S. 89).

Über die Entstehung der Apomixis

Um eine Vorstellung von der Entstehungsweise der Parthenogenesis und Apogamie zu gewinnen, hat man schon seit langem einige besonders hervortretende Begleiterscheinungen der apomiktischen Vorgänge einer eingehenden Analyse unterzogen. Es hat sich immer mehr herausgestellt, daß eine enge Beziehung zwischen Parthenogenesis und Polymorphismus, Vermehrung der Chromosomenzahl und Bastardierung besteht, und Arbeitshypothesen sind von verschiedenen Forschern aufgestellt worden, die die apomiktischen Vorgänge durch Herausgreifen dieser tatsächlich oft mit Apomixis verknüpften Erscheinungen erklären sollen.

So haben Murbeck (1897, 1904) und Raunkiaer (1903) für *Alchemilla*, *Hieracium* und *Taraxacum* die Bedeutung der Apomixis für die Erhaltung der Kleinarten stark hervorgehoben.

Strasburger ist als erster (1904) der Frage nähergetreten, wie ein kausales Verhältnis zwischen Apomixis und Polymorphismus zu verstehen ist. Dieser letztere sei als ein Ausdruck starker Mutation anzusehen, die in einem Verlust der Sexualität resultierte. Die Mutation führt zu Kreuzungen und so mag fortgesetzte Mutantenkreuzung in Pollensterilität resultieren und dadurch die mittelbare Veranlassung zur apomiktischen Fortpflanzung geben. Pollensterilität wäre also gewissermaßen als die Ursache der Apomixis aufzufassen. Gegen diese mehr oder weniger teleologisch determinierte Auffassung spricht ja schon der Umstand, daß mehrere Beispiele guter Pollenbildung apomiktischer Pflanzen bekannt sind, z. B. *Hieracium aurantiacum* (Ostenfeld, Rosenberg 1906). Dieselbe Auffassung kehrt wieder bei Strasburgers Beschreibung der veränderten Reduktionsteilungsart bei parthenogenetischer Embryosackbildung, nach der die Pflanze einen „Versuch" zur heterotypen Teilung machen soll, aber schließlich zu einer somatischen Kernteilung übergeht.

Winkler (1908) ist einer solchen Auffassung von kausalen Beziehungen zwischen Polymorphismus und Apomixis entgegengetreten und denkt sich statt dessen, daß bei stark mutierenden Gattungen oder Arten eher als bei durchaus konstanten einmal eine Mutante auftreten könnte, die durch Tendenz zu parthenogenetischer Fortpflanzung charakterisiert ist.

Ostenfeld (1910) kommt dann durch seine Kreuzungsversuche bei der Gattung *Hieracium* auch u. a. zu dem Schluß, daß Polymorphismus mit Apomixis nur derartig verbunden ist, daß die letztere durch die Konstanz der Arten den Polymorphismus fördert.

Eine weit größere Aktualität erhielt das Apomixisproblem, nachdem Ernst (1917) und unabhängig von ihm Winge (1917) die Hypothese aufstellten, daß Bastardierung die Ursache der Entstehung der Apomixis im Pflanzen-

reich sei. JUEL hatte übrigens schon 1900 für *Antennaria alpina* einen Zusammenhang zwischen Parthenogenesis und Bastardierung angenommen.

Durch eine sorgfältige allseitige Analyse und eine vergleichende Übersicht der Anomalien bei den Fortpflanzungsvorgängen hybrider und apomiktischer Pflanzen, sowie durch Vergleichung der Chromosomenzahlen der apomiktischen Arten mit den nächstverwandten sexuellen kommt ERNST zu dem Resultat, daß die bisherigen Erfahrungen betreffs der Beschaffenheit apomiktischer Pflanzen sehr für den hybriden Ursprung der Apomixis zu sprechen scheinen. Nach ERNST ist Parthenogenesis und Apogamie eine Teilerscheinung der durch Artkreuzung bewirkten vielfachen Störungen in der sexuellen Sphäre von Bastarden.

Als Ausgangspunkt seiner Bastardierungshypothese hat ERNST die Erscheinungen der Parthenogenesis von *Chara crinata* genommen. Er hat den Nachweis geliefert, daß diese Pflanze nicht haploid, sondern diploid parthenogenetisch ist; die somatischen Zellen besitzen nicht 12 Chromosomen wie in den normalen Geschlechtspflanzen, sondern 24. Die sexuelle Form ist diözisch, die parthenogenetische dagegen ausschließlich weiblich. Zur Erklärung der Entstehungsweise dieser Form nimmt er an, daß sie durch Bastardierung eines haploiden Weibchens mit einer anderen Art zustande gekommen ist, die außerdem dieselbe Chromosomenzahl wie die Normalform gehabt haben muß. Bei der Keimung der Oosporen ist dann die Reduktionsteilung unterblieben und ein diploider, aber weiblicher, metrokliner Bastard entstanden. Schwieriger zu erklären ist die weibliche Tendenz, da man in Analogie mit den bekannten Versuchen MARCHALS an Laubmoosen beim Ausfall der Reduktionsteilung die Entstehung eines zwittrigen Diploids erwarten könnte.

Gegen diese Auffassung ERNSTS hat WINKLER (1920) eine eingehende Kritik erhoben und führt dagegen zwei andere Erklärungsmöglichkeiten an: entweder eine Verdoppelung der Chromosomenzahl in der Scheitelzelle einer weiblichen Pflanze der haploiden *Chara crinita*, oder eine Wiederverschmelzung zweier weiblich determinierten Kerne nach der Reduktionsteilung der Zygote. Die erste Möglichkeit scheint WINKLER am wahrscheinlichsten. Was die Entstehung der Parthenogenesis anbelangt, „so wäre denkbar, daß sie mit der Diploidie der Eizelle irgendwie gegeben wäre" (WINKLER 1920, S. 10).

Die Sachlage könnte jedoch, wie KNIEP (1927, S. 249) anführt, etwas anders sein. Durch LORBEERS (1927) Beobachtungen an *Sphaerocarpus*-Sporen wissen wir, daß hier diploide Gametophyten aus Dyadensporen gebildet werden können, wobei eine Vereinigung von einem weiblich und einem männlich determinierten Kern stattgefunden hat. Solche Gametophyten sind diploid und weiblich. In Analogie hiermit könnte ja auch die diploide *Chara crinita* entstanden sein. Unaufgeklärt bleibt dabei doch fortwährend, wie die Tendenz zur Parthenogenesis realisiert wurde; ob sie nicht irgendwie mit der Verdoppelung der Chromosomenzahl in Verbindung gebracht werden könnte?

WINGES Auffassung von der Bedeutung der Bastardierung für Apomixis gründet sich hauptsächlich auf ein vergleichendes Studium der Chromosomenzahlen in den verschiedenen Pflanzengruppen. Er geht von der Annahme aus, daß die gegenwärtige Harmonie der Elternpflanzen über die Entwicklungsrichtung des neuen Individuums entscheidet. Wenn Gameten verschiedener Arten oder Rassen Zygoten bilden, wird die Paarungstendenz gestört, „Pathozygothie" tritt ein. Die Zygote wird parthenogenetisch infolge des Unvermögens, eine Reduktion der Chromosomenzahl durchzuführen, wenn die Entwicklungsfähigkeit derselben in irgendeiner Weise fortwährend besteht. WINGE betont auch die Erscheinung, daß die Chromosomenzahl der apomiktischen Arten „generally just twice that of the related species" ausmacht.

Es kommt also darauf an, die Begründung der Arbeitshypothese von der Bastardierung als Ursache der Apomixis zu prüfen oder wenigstens zu untersuchen, inwieweit die parthenogenetischen Pflanzen als Bastarde anzusehen sind. Dies ist vor allem eine Aufgabe der Erblichkeitsforschung, eine cytologische Analyse kann aber auch zur Lösung des Problems beitragen.

Es soll also untersucht werden, inwieweit die cytologischen Vorgänge bei der Sporenbildung apomiktischer Arten für ihre Bastardnatur sprechen, dann aber auch, welche Beziehung zwischen Apomixis und Chromosomenzahl besteht.

Ernst hat in seinem wichtigen Apogamiebuch (1917) mehrere Gründe herangezogen, die für die Bastardnatur der apomiktischen Arten sprechen sollen: die gestörte Pollenbildung, der oft unregelmäßige Verlauf der Reduktionsteilung mit mehr oder weniger deutlich hervortretender Schwächung der Chromosomenaffinität, Verhältnisse, die tatsächlich auch unter Bastarden anzutreffen sind.

Störungen des Reduktionsteilungsverlaufes und darauf folgende Pollensterilität bedeuten nun allerdings nicht an und für sich, daß Bastardierung vorliegt. Tischler u. a. haben mehrmals hervorgehoben, daß ähnliche Erscheinungen auch unter Nicht-Bastarden auftreten können.

Durch die Untersuchungen späterer Jahre geht doch hervor, daß eine nicht geringe Anzahl parthenogenetischer Arten mit allergrößter Wahrscheinlichkeit als Bastarde betrachtet werden müssen. Für die Bastardnatur sprechen dabei entschieden solche Fälle, wo Arten vorliegen, deren Reduktionsteilungsverlauf mehr oder weniger deutlich dem *Drosera*-Schema folgt, also vor allem die triploiden Arten, wenn auch Einwände gegen ihre Deutung als Bastarde erhoben worden sind. Einige Beispiele mögen angeführt werden.

Bei der Gattung *Hieracium* und vor allem bei *Rosa* liegen doch die cytologischen Verhältnisse derart klar, daß ein Zweifel über die Bastardnatur dieser Arten nunmehr kaum berechtigt ist. Bei den triploiden Formen von *Eu-Hieracium* (mit 27 Chromosomen), *Erigeron* und *Eupatorium* haben Rosenberg (1917) und Holmgren (1919) angenommen, daß diese Arten Bastarde zwischen diploiden und tetraploiden Elternarten seien. Winkler (1920) hat jedoch diese Auffassung einer eingehenden Kritik unterworfen, indem er meint, daß die Triploidie nicht als Beweis für die Bastardierungshypothese benutzt werden kann. „Wie die ‚triploide' Chromosomenzahl zu erklären ist, bleibt dahingestellt und muß in jedem einzelnen Falle besonders untersucht werden." Dispermatische Befruchtung und Bildung diploider Gameten können auch eine Triploidie hervorrufen. Diploide Gameten sind ja nicht allzu selten unter den haploiden in dem Antherenfach gefunden worden. Doch der Unterschied zwischen einer solchen Entstehungsweise und derjenigen durch Bastardierung braucht nicht immer als von prinzipieller Bedeutung aufgefaßt zu werden. Durch die genetisch-cytologischen Untersuchungen der letzten Jahre wissen wir, daß eine Verdoppelung der Genome im Kern auch zu einer Veränderung in genetischer Hinsicht führen kann. Und von diesem Gesichtspunkt aus könnte man wohl dem Begriff der Bastardierung eine so weit umfassende Bedeutung geben, daß darin auch solche Fälle, wo es sich um Kopulation haploider und diploider Gameten gemeinsamen Ursprungs handelt, mit einbegriffen werden.

In der Untergattung *Pilosella* finden sich aber auch Arten, die nicht Triploide sind, aber dennoch eine Chromosomengarnitur führen, die sehr an eine Bastardkombination erinnert, wie bei *H. excellens* mit 18 Gemini und 6 univalenten Chromosomen. Besonders beweisend sind aber die Kreuzungsversuche, die Ostenfeld (1910) mit *Hieracium-Pilosella*-Formen angestellt hat. Bei Kreuzung einer durchaus sexuellen Art, *H. auricula* mit *H. aurantiacum* als

Vaterpflanze wurde ein überaus bunter Nachkomme in F_1 geschaffen, der nur so zu erklären ist, daß die benutzte Pollenpflanze schon selbst ein Bastard war. Auch andere *Hieracium*-Arten zeigten ein ähnliches Verhalten.

Die Rosen der *Canina*-Sektion sind nicht Triploide (Täckholm 1923). Die Chromosomengarnituren, die diese Formen charakterisieren ($7_{II} + 14_I$, $7_{II} + 21_{II}$; $7_{II} + 28_I$ usw.) können doch unmöglich durch Dispermie oder Auftreten diploider Gameten erklärt werden. Es ist schwer zu verstehen, daß hier die Stammformen etwa normale hexaploide, octoploide und dekaploide Arten waren, wo durch Unregelmäßigkeiten während der Meiosis zufällig Zwergzellen mit 7 Chromosomen gebildet wurden, welche später mit normalchromosomigen Gameten kopulierten, was man doch annehmen müßte, wenn nicht Spezieskreuzungen vorkommen. Aus der Zusammensetzung der Chromosomengarnituren der *Canina*-Rosen scheint also mit ziemlicher Sicherheit hervorzugehen, daß dieselben durch Bastardierung verschiedenchromosomiger Formen (Arten und Rassen) entstanden sind.

Es scheint also aus der obigen Darstellung hervorzugehen, daß jedenfalls bei einigen apomiktischen Artgruppen mit ziemlich guter Berechtigung von vorangegangenen Bastardierungsprozessen gesprochen werden kann. Inwieweit eine solche Schlußfolgerung auf andere apomiktische Formen auszudehnen ist, bleibt nachzuforschen.

Vor allem ist hier doch, wie Winkler (1920, S. 158) hervorhebt, „bei Rückschlüssen von der Chromosomenzahl auf die Bastardnatur einer Pflanze die allergrößte Vorsicht geboten." Auch wenn die neueren Untersuchungen es wahrscheinlich gemacht haben, daß die parthenogenetischen Pflanzen in vielen Fällen als Bastarde zu betrachten sind, so sind wir darum doch nicht berechtigt, was Holmgren auch stark hervorhebt, „die Bastardierung für die Entstehung der Apogamie (Parthenogenesis) verantwortlich zu machen oder mit anderen Worten in der Bastardierung die Ursache der Apogamie zu sehen". Man kommt vielleicht den wahren Verhältnissen näher, wenn man die Sache so ausdrückt, daß die Bastardierung nicht die Ursache der Parthenogenesis ist, sondern sie kann sehr wohl „ein wichtiges Moment sein für die Entstehung parthenogenetischer Formen und vielleicht sogar eine Voraussetzung dafür, ohne daß jedoch ein eigentliches Kausalverhältnis zwischen den beiden Erscheinungen bestände" (Holmgren 1919).

Eine gewisse Schwierigkeit für die Bastardierungshypothese könnte vielleicht in dem oft bei parthenogenetischen Arten nachgewiesenen starken Polymorphismus bestehen, der gegen ein Kausalverhältnis zwischen Parthenogenesis und Bastardierung zu sprechen scheint. Winkler hat auch an diesem Punkte Kritik geübt. *Taraxacum*, *Hieracium*, *Alchemilla* und *Rosa* sind ja schon längst als besonders polymorphe Gattungen bekannt. Wäre eine parthenogenetische Form als F_1-Bastard aufzufassen, so sollte sie doch einförmig sein, wäre sie als F_2 zu betrachten, so erhebt sich die Frage, wie die F_1-Form ihre Sexualität beibehalten konnte.

Bei partiell apomiktischen Arten wie die *Pilosella*-Formen bietet es indessen keinerlei Schwierigkeit anzunehmen, daß, analog mit Ostenfelds oben angeführten Kreuzungsversuchen, Artbastardierungen eine große Bedeutung für das Zustandekommen neuer Klone mit dem Charakter von Elementararten sind. In der Untergattung *Eu-Hieracium* liegen die Verhältnisse doch anders. Hier kann man, nach den cytologischen Daten und Experimenten zu schließen, nicht mit partieller Apomixis rechnen. Wenn eine Befruchtung möglich wäre, sollte die Chromosomenzahl 27 doch verändert werden. Murbeck und besonders Samuelsson (1910) haben auf Grund gewisser Eigentümlichkeiten in der Ver-

breitung einer *Eu-Hieracium*-Gruppe in Schweden die Schlußfolgerung gezogen, daß hier Mutationen eine wichtige Rolle gespielt haben müssen. Ostenfeld (1921) hat auch tatsächlich in seinen Kulturen von *H. tridentatium* Mutanten aus den Samen kastrierter Köpfchen bekommen.

Auch für die große, stark polymorphe *Rosa-Canina*-Gruppe nimmt Täckholm nach eingehender Prüfung anderer Erklärungsmöglichkeiten an, daß die heutigen *Caninae* von alten Artkreuzungen, die sich apomiktisch erhalten haben, stammen und daß Embryomutationen in den Klonen unabhängig voneinander entstanden sind. Eben der heterozygotische Zustand der *Rosa*-Klone könnte das Auftreten von Mutationen begünstigt haben.

Eine Beziehung ist auch zwischen Parthenogenesis und Chromosomenzahl von verschiedenen Forschern angenommen worden.

Es hat schon früh die Aufmerksamkeit erregt, daß viele parthenogenetische Pflanzen durch eine charakteristische Chromosomenvermehrung im Verhältnis zu den nächstverwandten sexuellen Arten ausgezeichnet sind. Strasburger hat darauf (1916) hingewiesen und von einem Zusammenhang zwischen Mutation in Verbindung mit Chromosomenvermehrung und Ooapogamie gesprochen.

In vielen Fällen ist tatsächlich eine solche Chromosomenvermehrung nachgewiesen worden. Ernst hat allerdings Einwände gegen eine Allgemeingültigkeit der Erscheinung geäußert, indem er berechnet, daß in etwa der Hälfte der genauer untersuchten Verwandtschaftskreise die parthenogenetischen Arten dieselbe Chromosomenzahl wie die befruchtungsbedürftigen zeigen. Das trifft zwar mit einiger Einschränkung zu.

Einige Chromosomenzahlen und zwar die diploiden apomiktischen, sowie nächstverwandte sexuelle Arten mögen hier angeführt werden:

	Apomikt. Arten	Sexuelle Arten
Alchemilla	64	32
Wickstroemia	52	18
Antennaria	48—52	26
Eupatorium	51	34
Erigeron	27	18
Taraxacum	24—26	16
Hieracium	27	18
Burmannia	30—36	12
Artemisia	27	18

Die Bedeutung der Chromosomenvermehrung für die Apomixis soll aber nicht so verstanden werden, daß dieselbe an und für sich die Apomixis verursacht. Die apomiktischen Arten eines Verwandtschaftskreises gehören indessen durchgehends den höheren Chromosomenklassen an, während die sexuellen sowohl diesen, wie besonders den niederen angehören. Das könnte doch der Erscheinung eine andere Bedeutung geben. Bei *Hieracium* zeigen die sexuellen Arten die diploiden Zahlen 18 und 36, während die parthenogenetischen die Zahlen 27 und 36 führen; *Alchemilla* 32 und 64, resp. 64; *Eupatorium* 20 und 34, resp. 51, *Taraxacum* 16, resp. 26 und 40 usw. Dieses Verhalten berechtigt vielleicht zu der Annahme, daß die Erscheinung mit einer hybriden Entstehungsweise der apomiktischen Arten zusammenhängen könnte.

Es soll dabei sofort bemerkt werden, daß die früher geäußerte Behauptung, daß die apomiktischen Arten eine doppelt so große Chromosomenzahl wie die der sexuellen Formen haben, nicht mehr aufrecht gehalten werden kann. Es kommen nämlich auch triploide apomiktische Arten vor. Andererseits gibt es auch viele

sexuelle Arten, die tetraploid und hexaploid sind. Ernst meint daher, daß die Erhöhung der Chromosomenzahl nicht die Ursache, sondern eine Begleiterscheinung von Parthenogenesis, sowie von Mutation und Bastardierung ist. Dies ist in gewisser Hinsicht richtig, aber die Frage ist, ob nicht die Erscheinung doch in engem Zusammenhang mit der Auslösung der Apomixis steht. Die jetzigen Erfahrungen über Apomixis führen zu der Auffassung, daß zwischen Parthenogenesis, Bastardierung, Erhöhung der Chromosomenzahl und Apomeiose gewisse Beziehungen vorhanden sind und zwar daß Bastardierung unter gewissen Bedingungen die Auslösung einer apomiktischen Entwicklungstendenz vermitteln kann. Ostenfelds Kreuzungsversuche haben gelehrt, daß man berechtigt ist, damit zu rechnen, daß die Tendenz zu parthenogenetischer Entwicklung als erblicher Faktor in den Gameten vorhanden ist. Holmgren (1919) hat nun die Beziehung zwischen Bastardierung und Parthenogenesis so vertanden, daß diese Tendenz vielleicht nicht in haploiden Gameten zur Geltung kommen könnte; „es wäre dagegen nicht undenkbar, daß sie in einer diploiden Eizelle zweifach vertreten, die apogame Entwicklung bewirken könnte."

Von einem solchen Gesichtspunkt aus wäre ja ein Kausalitätsverhältnis zwischen Parthenogenesis und Erhöhung der Chromosomenzahl einleuchtend. Es können allerdings Einwände gegen eine solche Formulierung des Problems erhoben werden und Winkler hat auch die Auffassung Holmgrens abgelehnt. Holmgren hat angenommen, daß dieser „Apomixis"-Faktor „irgendwie mit dem weiblichen Geschlechtsfaktor verkoppelt" wäre. Wenn, wie Holmgren meint, die triploiden parthenogenetischen Pflanzen Bastarde wären und also durch Vereinigung einer haploiden und einer diploiden Gamete entstanden wären, dann „müßte die diploide Eizelle an sich zu parthenogenetischer Keimbildung befähigt sein, da sie ja den Parthenogenesisfaktor doppelt besäße" (Winkler 1920, S. 152). Und dann wäre jedenfalls die Bastardierung nicht die Ursache ihrer Parthenogenesis.

Es wäre doch vielleicht möglich, wenn man von dem bekannten *Aegilotricum*-Fall ausgeht, die Sache so zu verstehen, daß zwei Arten, jede mit einem Parthenogenesisfaktor in den Gameten einen Bastard bildeten. Wie bei *Aegilotricum* könnte dann eine Verdoppelung der Chromosomenzahl eintreten und diploide Gameten gebildet werden, mit dem Parthenogenesisfaktor zweimal vertreten. Vielleicht könnte einem dadurch bei der folgenden Kopulation von einer solchen diploiden Gamete mit einer haploiden, die selbst den Parthenogenesisfaktor einmal enthält, Bedingungen geschaffen werden, die eine Auslösung der Parthenogenesistendenz verursachten.

Es ist jedoch klar, daß man damit rechnen muß, daß die Tendenz zur Apomixis auch ohne Mitwirkung von Bastardierung entstehen könnte, vor allem als Auslösung physiologischer Veränderungen im Keimplasma.

Einen sehr interessanten Erklärungsversuch hat Haberlandt (1921 bis 1927) gemacht durch Hinweis auf die sog. Hormonenwirkung.

Im Anschluß an seine bekannten Untersuchungen über die Wirkung von Wundhormonen auf die Auslösung der Zellteilungsvorgänge, hat er auch die Bedeutung der in dem Nuzellus der Samenknospen eventuell auftretenden sog. Nekrohormone für das Auftreten der apomiktischen Entwicklungsvorgänge näher analysiert.

Er kommt zu dem Resultat, daß bei parthenogenetischen Arten wie *Taraxacum* und *Hieracium* Zellen in dem Nuzellusgewebe frühzeitig absterben, wodurch Nekrohormone entstehen sollen, die eine Reizwirkung auf die Entwicklung der Embryosackmutterzelle, sowie der Embryosäcke ausüben könnten. Der

Verlauf der Reduktionsteilung sei von dem Vorhandensein bestimmter Reizstoffe abhängig; bei parthenogenetischen Formen sollten dann die neugebildeten Nekrohormone vegetative Teilungen in der Embryosackmutterzelle auslösen und über die Reizstoffe zur Erzeugung der Reduktionsteilung gewissermaßen dominieren. Ein Vergleich apomiktischer Arten mit nächstverwandten amphimiktischen gab das Resultat, daß bei den letzteren dergleichen Degenerationserscheinungen im Nuzellus entweder später oder gar nicht nachzuweisen sind.

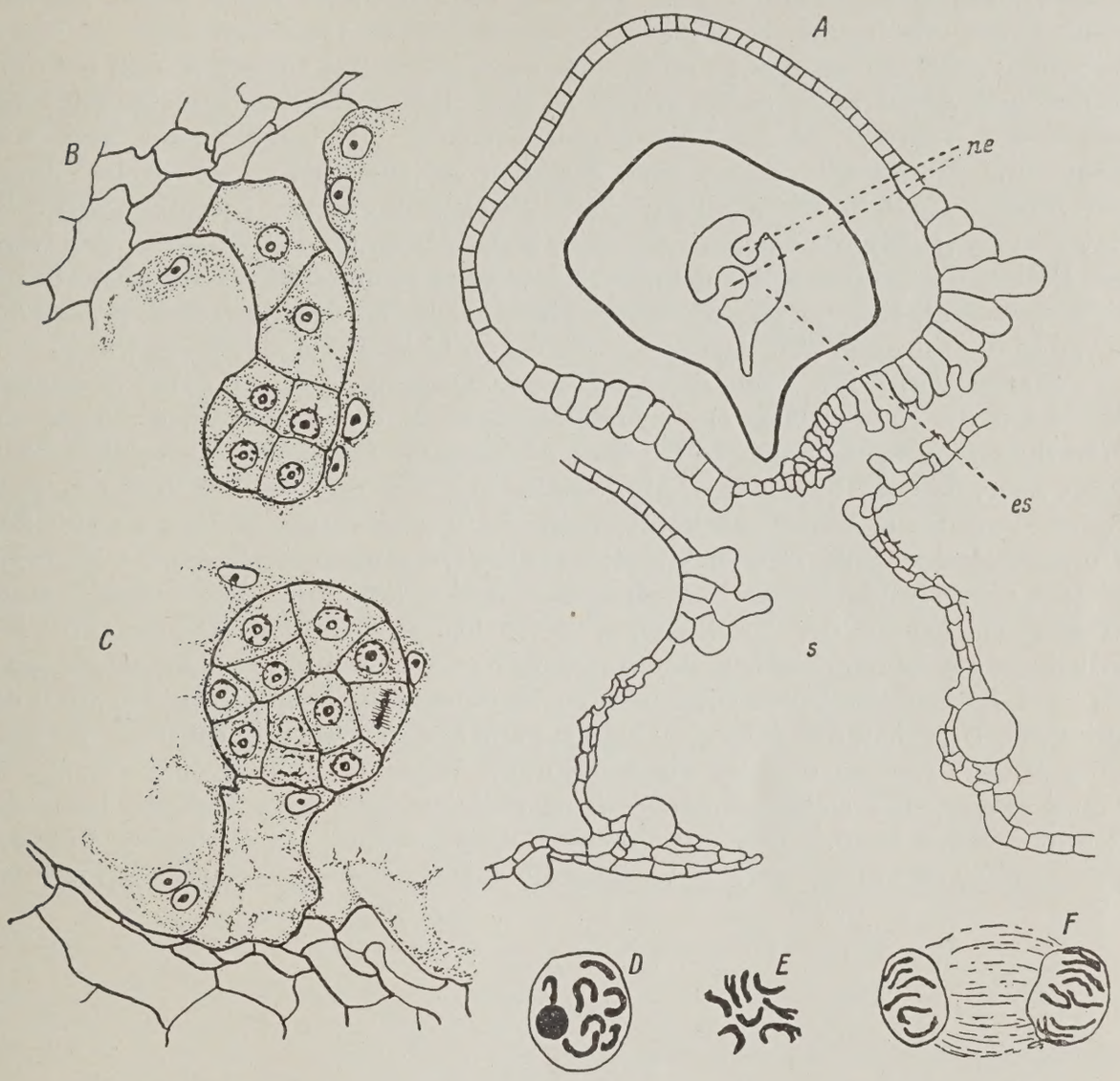


Abb. 32. *Oenothera Lamarckiana*. *A* Durch Anstich verletzte Samenanlage mit zwei Nuzellusembryonen; Übersichtsbild: *s* Stichkanal in der Fruchtknotenwand, *es* Embryosack, *ne* Nuzellarembryonen, welche in *B* und *C* bei stärkerer Vergrößerung abgebildet sind. *D*—*F* Kernleitungsstadien im parthenogenetischem Endosperm eines Embryosackes mit Nuzellarembryonen, *F* Telophase mit 6 resp. 8 Chromosomen. Nach HABERLANDT (1921).

Bei den somatisch aposporen Hieracien degeneriert bisweilen die normale Embryosackanlage schon frühzeitig und die Anregung zur Bildung aposporer Embryosäcke wäre durch die so gebildeten Nekrohormone gegeben. Das Vorkommen von Wundendosperm sowie Endospermembryonen (bei *Hieracium*) wird von HABERLANDT ebenso auf Nekrohormonenwirkung zurückgeführt. Auch bei *Marsilia* könnte eine Hormonenwirkung von der absterbenden Bauchkanalzelle ausgeübt werden (vgl. Abb. 13A). Einen experimentellen Beleg dafür, daß die Nekrohormone eine solche Reizwirkung ausüben, findet HABERLANDT in dem Ausfall einiger Versuche, wo unbefruchtete Samenanlagen von *Oenothera*

Lamarckiana durch einen Stich verwundet wurden und Adventivembryonen tatsächlich in den so behandelten Samenanlagen nachgewiesen werden konnten.

Die Nekrohormone sollen also teils als Hemmungsfaktor auf den Verlauf der Reduktionsteilung wirken können, wobei die Embryosackmutterzelle zu diploider Teilung übergeht, teils in parthenogenetischen Pflanzen eine Reizwirkung auf die Weiterentwicklung diploider Eizellen ausüben. Diese hier kurz erwähnte Theorie von HABERLANDT ist von sehr großem Interesse für das Verständnis des Apomixisproblems. Einwände können aber gegen deren Begründung sicher erhoben werden, und neue umfangreiche Untersuchungen in dieser Richtung scheinen unbedingt nötig. Es kann allerdings zutreffen, daß bei apomiktischen Arten absterbende Zellen in der Nähe der Embryosackmutterzelle auftreten, während bei amphimiktischen solche erst später zum Vorschein kommen. Andererseits liegen doch Angaben vor, daß bei apomiktischen Arten der Ausfall der Reduktionsteilung nicht von Nekrohormonen bestimmt wird. So hat MEYER (1925) bei *Thismia javanica* keine absterbenden Zellen in der Nähe der Embryosackmutterzellen gesehen. Und wenn in diesem Falle die absterbende Synergide eng an der noch ungeteilten Eizelle liegt, ist dies doch kein Beweis dafür, daß die folgende Teilung der Eizelle durch Nekrohormone erregt wurde.

HABERLANDT hat auch die Vermutung ausgesprochen, daß bei aposporen Hieracien die absterbende Embryosackmutterzelle die Embryosackbildung aus Nuzelluszellen verursachen soll. Eine eingehende Untersuchung solcher Fälle lehrt aber, daß die apospore Embryosackanlage die Entwicklung beginnt, auch wenn die normale Embryosackmutterzelle noch ganz intakt erscheint (Abb. 24). Übrigens sind ja genug Fälle bekannt, wo in der Umgebung von haploiden Embryosäcken absterbende Zellen Nekrohormone bilden konnten, aber dennoch keine Weiterentwicklung der Eizelle ohne Befruchtung eintritt. HABERLANDT hat selbst darauf hingewiesen, meint aber, daß es sich bei seinen Untersuchungen nur um die unmittelbaren Ursachen der Entwicklungserregung handelt, daß die primären Ursachen der Apomixis jedoch ganz anderer Art sein dürften. Es muß aber betont werden, daß die obenerwähnten Versuche mit *Oenothera Lamarckiana* zeigen, daß Nekrohormonen doch vielleicht eine sehr wichtige Rolle zugeteilt werden muß. Der ursächliche Zusammenhang dieser beiden Prozesse kann jedoch erst durch weitere, umfangreiche Untersuchungen klargelegt werden.

Literaturverzeichnis

Afzelius, K., 1928: Die Embryobildung bei *Nigritella nigra*. Svensk Bot. Tidskr. 22, S. 82.
Allen, R. F., 1911: Studies in Spermatogenesis and Apogamy in Ferns. Trans. Wisc. Acad. Sci. XVII, Part. 1, S. 1.

Bannier, J. P., 1923: Untersuchungen über apogame Fortpflanzung bei einigen elementaren Arten von *Erophila verna*. Rec. trav. bot. Néerl. 20, S. 177.
Bauch, R., 1926: Untersuchungen über zweisporige Hymenomyceten. I. Haploide Parthenogenesis bei *Camarophyllus virgineus*. Zeitschr. f. Bot. 18, S. 337.
Belling, J. and Blakeslee, A. F., 1923: The reduction division in haploid, diploid, triploid and tetraploid Daturas. Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. 9, S. 106.
—, 1927: The assortment of chromosomes in haploid Daturas. La Cellule 37, S. 355.
Black, C., 1909: The Development of the imbedded Antheridium in *Dryopteris stipularis* and *Nephrodium molle*. Bull. Torr. Bot. Club. 36, S. 557.
Blackburn, K. B. and Harrison, J. W. H., 1921: The status of the British Rose forms as determined by their cytological behaviour. Ann. of Bot. 35, S. 159.
Blakeslee, A. F., 1913: Conjugation in the heterogamic genus *Zygorrhynchus*. Mykol. Centralbl. 2, S. 241.
Böös, G., 1917: Über Parthenogenesis in der Gruppe *Aphanes* der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Årsskr. N. F., Aod. 2.
—, 1924: Neue embryologische Studien über *Alchemilla arvensis*. Bot. Not. 1924, S. 209.

Carano, E., 1919: *L'Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus* è apogamo. Rendic. acc. Lincei. Scr. 5, 28, S. 94.
—, 1921: Nuove ricerche sulla embriologia della Asteraceae. Ann. di Bot. 15, S. 97.
Chiarugi, A., 1926: Aposporia e apogamia in *Astemisia nitida*. Nouvo Giorn. bot. Stal. N. S. 33, S. 501.
Church, A. H., 1898: The Polymorphy of *Cutleria multifida*. Ann. of Bot. 12, S. 75.
Clausen, R. E. and Mann, M. C., 1924: The occurrence of haploid plants in interspecific progenies. Proc. Nat. Ac. Sci. Washington 10, S. 122.
Claussen, P. 1908: Über Eientwicklung und Befruchtung bei *Saprolegnia monoica*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 26, S. 144.
Craigie, J. H., 1927: Experiments on sex in Rust Fungi. Nature 23.

Davis, B. M., 1903: Oogenesis in *Saprolegnia*. Bot. Gaz. 35, S. 233.
—, 1905: Fertilization in the Saprolegniales. Bot. Gaz. 39, S. 61.
— and Kulkarni, C. G., 1930: The Cytology and genetics of a haploid sport from *Oenothera franciscana*. Genetics. Vol. 15, S. 55.
Day, D., 1896: Parthenogenesis in *Thalictrum Fendleri*. Bot. Gaz. 22, S. 241.
Dodge, B. O., 1924: Uninucleated aecidiospores in *Caeoma nitens* and associated phenomena. Journ. Agric. Res. 28, S. 1045.

Edman, G., 1929: Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Oxyria* Hill., nebst zytologischen, embryologischen und systematischen Bemerkungen über einige andere Polygonaceen. Acta Horti Bergiani, Bd. 9, No. 7.
Ernst, A., 1909: Apogamie bei *Burmannia coelestis*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 27, S. 157.
—, 1914: Embryobildung bei *Balanophora*. Flora 106, S. 129.
—, 1918: Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena.
—, 1921: Apogamie oder dauernde Parthenogenesis? Ztschr. indukt. Abst.- und Vererbungsl. 26, S. 144.
— und Bernard, Ch., 1910: Embryologie von *Thismia javanica*. Ann. Jard. Buitenzorg, 2. Ser. 8, S. 48.
—, —, 1912: Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, des Embryo und des Endosperms von *Burmannia coelestis*. Ann. Jard. Buitenzorg, 2 Ser. 11, S. 234.

Faber, F. C. von, 1912: *Spirogyra tjibodensis* n. sp. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 26, S. 258.

Farmer, J. B. and Digby, L., 1907: Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. Ann. of Bot. 21, S. 161.
Francini, E., 1928: Fenomeni di aposporia somatica, di aposporia goniale e di embrionia avventizia in „*Ochna multiflora*". Rend. Acc. Naz. dei Lincei. Vol. 7, S. 92.
Fries, R. E., 1911: Zur Kenntnis der Cytologie von *Hygrophorus conicus*. Svensk. Bot. Tidskr. 5, S. 241.
Gaines, E. F. and Aase, H. C., 1926: A haploid Wheat Plant. Americ. Journ. Bot. 13, S. 373.
Geitler, L., 1927: Somatische Teilung, Reduktionsteilung, Copulation und Parthenogenese bei *Cocconeis placentula*. Arch. f. Protistenkunde 59, S. 506.
Guillermond, A., 1909: Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Endomycétées. Rev. gén. de Bot. 21, S. 353.
Haberlandt, G., 1921a: Über experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei *Oenothera Lamarckiana*. Sitzb. preuß. Ak. Wiss. 40, S. 695.
—, 1921b: Die Entwicklungserregung der Eizellen einiger parthenogenetischer Kompositen. Sitzb. preuß. Ak. Wiss. 40, S. 861.
—, 1922a: Die Vorstufen und Ursachen der Adventivembryonie. Sitzb. preuß. Ak. Wiss. 25, S. 386.
—, 1922b: Die Entwicklungserregung der parthenogenetischen Eizellen von *Marsilia Drummondii* A. Br. Sitzb. preuß. Ak. Wiss. 2, S. 4.
—, 1923: Zur Embryologie von *Allium odorum*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 41, S. 174.
—, 1927: Zur Cytologie und Physiologie des weiblichen Gametophyten von *Oenothera*. Sitzb. preuß. Ak. Wiss. 7, S. 33.
Hartmann, M., 1909: Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. Protistenkunde 14, S. 264.
—, 1918: Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen. Zeitschr. ind. Abst.- u. Vererbungsl. 20, S. 1.
—, 1925: Untersuchungen über relative Sexualität. I. Versuche an *Ectocarpus siliculosus*. Biol. Zentralbl. 45, S. 449.
—, 1929: Fortpflanzung und Befruchtung als Grundlage der Vererbung. Handb. d. Vererbungswiss. Bd. I.
Heilbronn, A., 1910: Apogamie, Bastardierung und Erblichkeitsverhältnisse bei einigen Farnen. Flora 101, S. 1.
Hollingshead, L., 1928: A preliminary note on the occurrence of haploids in *Crepis*. American Naturalist. Vol. 62, S. 2.
Holmgren, I., 1919: Cytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. K. Svenska Vet. Ak. Handl. 59.
Jörgensen, C. A., 1928: The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. Journ. Genetics. Vol. 19, S. 133.
Juel, H. O., 1900: Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. K. Svenska Vet. Ak. Handl. 33.
—, 1904: Die Tetradenteilung in der Samenanlage von *Taraxacum*. Archiv för Bot. 2.
—, 1906: Die Tetradenteilung bei *Taraxacum* und anderen Cichorieen. K. Svenska Vet. Ak. Handl. 39.
Klebs, G., 1896: Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena.
—, 1898: Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. I. *Sporodinia grandis*. Jahrb. wirt. Bot. 32, S. 1.
—, 1899: II. *Saprolegnia mixta*. Jahrb. wiss. Bot. 33, S. 515.
Kniep, H., 1928: Die Sexualität der niederen Pflanzen. Jena.
Kuhn, E., 1928: Zur Cytologie von *Thalictrum*. Jahrb. wiss. Bot. 68, S. 382.
Kuwada (1928): An occurrence of restitution-nudei in the formation of the embryosacs in *Balanophora japonica*. Bot. Mag. Tokyo, 42, S. 117.
Lang, W. H., 1898: On apogamy and the development of sporangia upon Fern Prothalli. Phil. Trant. Roy. Soc. London 190, S. 187.
Lindfors, Th., 1924: Studien über den Entwicklungsverlauf bei einigen Rostpilzen aus zytologischen und anatomischen Gesichtspunkten. Svensk Prot. Tidskrift 18, S. 1.
Mäckel, H. G., 1928: Zur Cytologie einiger Saprolegmiaceen. Jahrb. wiss. Bot. 69, S. 517.
Maire, R., 1902: Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes. Thèse. Paris.
Meyer, K., 1925: Parthenogenesis bei *Thismia* . . . Ber. Deutsch. Bot. Ges. 43.
Modilewski, J., 1925: Zur Kenntnis der Polyembryonie von *Allium odorum*. Bull. Jard. Bot. Kieff. 2. 5. 9.
—, 1928: Weitere Beiträge zur Embryologie und Cytologie von *Allium*-Arten. Bull. Jard. Bot. Kieff. VII—VIII, S. 57.

Mottier, D. M., 1915: Beobachtungen über einige Farnprothallien mit Bezug auf eingebettete Antheridien und Apogamie. Jahrb. wiss. Bot. 56, S. 65.
Murbeck, Sv., 1897: Om vegetativ embryobildning hos flertalet Alchemillor och den förklaring öfver formbeständigheten inom slägtet, som densamma innebär. Bot. Not. 9, 273.
—, 1901: Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Årsskrift 36, Afd. 2.
—, 1902: Über Anomalien des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Årsskrift 38, Afd. 2.
—, 1904: Parthenogenese bei den Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium*. Bot. Not. S. 285.
Mücke, M., 1908: Zur Kenntnis der Eientwicklung und Befruchtung von *Achlya polyandra*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 26a, S. 367.

Nichols, M. A., 1896: The morphology and development of certain Pyrenomycetous Fungi. Bot. Gaz. 22, S. 301.

Ostenfeld, C. H., 1906: Castration and hybridisation experiments with some species of Hieracia. Bot. Tidsskr. 27, S. 225.
—, 1910: Further studies on the apogamy and hybridization of the Hieracia. Zeitschr. ind. Abst. u. Vererbungsl. 3, S. 241.
—, 1921: Some experiments on the origin of new forms in the genus *Hieracium* sub-genus Archhieracium. Journ. Genetics 11, S. 117.
— und Raunkiaer, C., 1903: Kastrierungsforsög med *Hieracium* og andere Cichoriaceae. Bot. Tidsskr. 25, S. 409.
Overton, J. B., 1904: Über Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 22, S. 274.
—, 1909: On the organisation of the nuclei in the pollen mothercells of certain plants . . . . . Ann. of Bot. 23, S. 19.
—, 1913: Artificial Parthenogenesis in *Fucus*. Science N. S. 37, S. 841.

Pace, L., 1913: Apogamy in *Atamasco*. Bot. Gaz. 56, S. 376.
Pascher, A., 1907: Studien über die Schwärmer einiger Süßwasseralgen. Bibl. Botan. 67.
Playfair, G. F., 1918: New and rare Freshwater algae. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales 43, S. 497.
Poirault, G., 1915: Sur quelques champignons parasites rares ou nouveaux observés dans les Alpes-Maritimes. Bull. Assoc. Nat. Nice et Alpes Maritimes 2, S. 7.

Renner, O., 1916: Zur Terminologie des Generationswechsels. Biol. Zentralbl. 36, S. 337.
Rosenberg, O., 1908: Cytological studies on the apogamy in *Hieracium*. Bot. Tidsskr. 28, S. 143.
—, 1912: Über die Apogamie von *Chondrilla juncea*. Svensk bot. Tidsskr. 6, S. 914.
—, 1917: Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Svensk bot. Tidsskr. 11, S. 145.
—, 1927: Die semiheterotypische Teilung und ihre Bedeutung für die Entstehung verdoppelter Chromosomenzahlen. Hereditas Bd. 8, S. 305.
Rosenvinge, L., Kolderup, 1883: *Spirogyra groenlandica* nov. spec. og dens Parthenosporedannelae. Öfvers. K. Svenska Vet. Ak. Förhandl. 40.
—, 1917: The Marine algae of Denmark. K. Dansk. Vidensk. Selsk. Skr. S. 151.

Schnarf, K., 1919: Beobachtungen über die Endospermentwicklung von *Hieracium aurantiacum*. Sitzb. Ak. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl. Abt. 1.
—, 1929: Embryologie der Angiospermen. Handb. d. Pflanzenanatomie von K. Linsbauer. Bd. X, 2.
Schürhoff, P. N., 1923: Zur Apogamie von *Calycanthus*. Flora 116, S. 73.
Shadowsky, A., 1912: Beiträge zur Embryologie der Gattung *Epirrhizanthes*. Biol. Zeitschr. Moskau 2, S. 28.
Shibata, K., 1902: Experimentelle Studien über die Entwicklung des Endosperms bei *Monotropa*. Biol. Centralbl. 22, S. 705.
— und Miyake, K., 1908: Über Parthenogenesis bei *Houttuynia cordata*. Bot. Mag. Tokyo 22, S. 141.
Söderberg, E., 1927: Über die Chromosomenzahl von *Houttuynia cordata*. Svensk Bot. Tidskr. 21, S. 247.
Steil, W. N., 1919: A Study of apogamy in *Nephrodium hirtipes*. Ann. of Bot. 33, S. 109.
Strasburger, E., 1905: Die Apogamie der Eualchemillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. wiss. Bot. 42, S. 1.
—, 1907a: Die Ontogenie der Zelle seit 1875. Progr. rei bot. 1.
—, 1907b: Apogamie bei *Marsilia*. Flora 97.

Strasburger, E., 1909: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechtes, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Histol. Beitr. 7, Jena.
—, 1910: Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei den Urticaceen. Jahr b. wiss. Bot. 47, S. 245.

Täckholm, G., 1923: Cytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta Horti Bergiani 7.
Tischler, G., 1912: Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermen-Früchten. Jahrb. wiss. Bot. 52, S. 1.
Trow, A. H., 1904: On fertilization in the Saprolegniaceae. Ann. of Bot. 18, S. 541.

Umiker, O., 1920: Entwicklungsgeschichtlich-cytologische Untersuchungen an *Helosis guyanensis*. Diss. Zürich.

Wettstein, F. von, 1920: Künstliche haploide Parthenogenese bei *Vaucheria* und die geschlechtliche Tendenz ihrer Keimzellen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 38, S. 260.
Williams, J. Lloyd, 1904: Studies in the Dictyotaceae. Ann. of. Bot. 18, S. 183.
Winge, Ö., 1917: The Chromosomes, their numbers and general importance. C. R. Trav. Lab. Carlsberg. Vol. 13.
Winkler, H., 1904: Über Parthenogenesis bei *Wickstroemia indica*. Ann. Jard. Bot. Buiten zorg. 2 ser. 5., S. 208.
—, 1908: Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. Progr. rei bot. 2, S. 293.
—, 1920: Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. Jena.

York, H. H., 1913: The origin and development of the embryosac and embryo of *Dendrophtora opuntioides* and *D. gracile*. Bot. Gaz. 56, S. 89.
Yamanouchi, S., 1908: Apogamy in *Nephrodium*. Bot. Gaz. 45, S. 289.
—, 1912: The life history of *Cutleria*. Bot. Gaz. 54, S. 441.

Handbuch der Vererbungswissenschaft

herausgegeben von

E. Baur und **M. Hartmann**

Bisher erschien:

Lieferung 1 (Band III)

Entwicklungsmechanik und Vererbung bei Tieren von Professor **Dr. W. Schleip.** Mit 32 Abbildungen.

Partielle Keimesschädigungen durch Radium und Röntgenstrahlen von Professor **Dr. Paula Hertwig.** Mit 51 Abbildungen. 130 Seiten. 1927 Subskriptionspreis geheftet 9.60 RM.

Lieferung 2 (III, K) Band III

Entstehung der Haustiere von Professor **Dr. B. Klatt.** Mit 15 Textabbildungen und 1 Zeittafel Subskriptionspreis 7.50 RM.

Lieferung 3 (II, C) Band II

Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen von Geh. Reg.-Rat Professor **Dr. C. Correns.** 138 S. Mit 77 Textabbild. 1928 Subskriptionspreis 9.60 RM.

Lieferung 4 (II, I und J) Band II

Das Inzuchtproblem von Prof. **Dr. H. Federley.** 42 S. Mit 2 Textabbildungen.

Individualstoffe, Heterostylie von Professor **Dr. E. Lehmann.** 43 S. Mit 6 Textabbildungen. 1928 Subskriptionspreis 5.80 RM.

Lieferung 5 (Band I)

Die cytologischen Grundlagen der Vererbung von **Dr. Karl Bělař.** Mit 280 Abbildungen. 412 Seiten. 1928 Subskriptionspreis 40 RM.

Lieferung 6 (Band I)

Fortpflanzung und Befruchtung als Grundlage der Vererbung von Professor **Dr. M. Hartmann.** Mit 90 Abbildungen. (IV und 104 Seiten.) 1929 Subskriptionspreis geheftet 9.60 RM.

Lieferung 7 (Band II)

Artbastarde bei Pflanzen von Professor **Dr. O. Renner.** Mit 83 Abbildungen. (IV und 162 Seiten.) 1929 Subskriptionspreis 14 RM.

Lieferung 8 (Band I)

Variations- und Erblichkeitsstatistik von Professor **Dr. F. Bernstein.** Mit 7 Abbildungen. (IV und 96 Seiten.) 1929 Subskriptionspreis 7.20 RM.

Lieferung 9 (Band II)

Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei den Protisten und Thallophyten von Professor **Dr. M. Hartmann.** Mit 88 Abbildungen. (IV und 116 Seiten.) 1929 Subskriptionspreis 12 RM.

Lieferung 10 (Band II)

Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Tieren von **Emil Witschi.** The State University Iowa. Mit 95 Abbildungen. (IV und 116 Seiten.) 1929 Subskriptionspreis 10 RM.

Lieferung 11 (Band I)

Dauermodifikationen von Prof. **Dr. J. Hämmerling.** Mit 31 Abbildungen (IV und 69 Seiten.) 1929 Subskriptionspreis 6 RM.

Der Subskriptionspreis verpflichtet zur Abnahme des vollständigen Handbuches. Nach Abschluß eines Bandes wird der Preis dafür erhöht. — Einzelne Lieferungen können nur, soweit die Vorräte reichen, zu erhöhten Preisen abgegeben werden.

Ausführliche Prospekte kostenfrei

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin
W 35 Schöneberger Ufer 12a

Anlageplan

des

Handbuches der Vererbungswissenschaft

herausgegeben von

E. Baur und **M. Hartmann**

Band I:

A. Fortpflanzung und Befruchtung als Grundlage der Vererbung von M. Hartmann
B. Die cytologischen Grundlagen der Vererbung von K. Bělař
C. Vererbungsstatistik von F. Bernstein
D. Variabilität, Modifikation, Mutation, Vererbung erworbener Eigenschaften von V. Jollos
E. Dauermodifikationen von J. Hämmerling
F. Mendelismus von E. Baur
G. Faktorenkoppelung und Faktorenaustausch von C. Stern
H. Drosophila von H. J. Muller

Band II:

A. Artbastarde bei Pflanzen von O. Renner
B. Artbastarde bei Tieren von F. Süffert
C. Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei höheren Pflanzen von C. Correns
D. Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Tieren von E. Witschi
E. Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Protisten und Thallophyten von [M. Hartmann
F. Faktorenmutation von E. Baur
G. Hetero- und Polyploidie von F. von Wettstein
H. Nicht mendelnde Vererbung von C. Correns
I. Selbststerilität und Heterostylie von E. Lehmann
J. Inzucht von H. Federley
K Chimären, Pfropfbastarde von J. Buder
L. Apogamie und Parthenogenesis bei Pflanzen von O. Rosenberg
M. Parthenogenese und Vererbung bei Tieren von J. Seiler

Band III:

A. Entwicklungsmechanik und Vererbung bei Tieren von W. Schleip
B. Entwicklungsmechanik und Vererbung bei Pflanzen von F. von Wettstein
C. Partielle Keimesschädigungen durch Radium und Röntgenstrahlen von P. Hertwig
D. Konsequenzen der Vererbungslehre für die Pflanzenzucht von J. Nilsson-Ehle
E. Konsequenzen der Vererbungslehre für die Tierzucht von H. Nachtsheim
F. Eugenik von F. Lenz
G. Evolution von V. Jollos
H. Phylogenie der Pflanzen von R. Wettstein
I. Phylogenie der Tiere von A. Naef
J. Phylogenie der Menschen von C. Mollison
K. Entstehung der Haustiere von B. Klatt
L. Entstehung der Kulturpflanzen von E. Schiemann

Die Ausgabe des Handbuches erfolgt in zwanglos erscheinenden Lieferungen. Für jede Lieferung wird ein Subskriptionspreis festgesetzt, der zum Bezug des ganzen Werkes verpflichtet. — Einzelne Lieferungen können nur, soweit die Vorräte reichen, zu erhöhten Preisen abgegeben werden.

General
Rosenberg, O.-Apogamie u
Bot.
R
bei Pflanz
Handbuch der Vererbu
Band II, 1.
Borntraeger, Berlin. 19
286276

Bot
R
Rosenberg, O.
Apogamie und Parthenogenesis
bei Pflanzen

BioMed.

286276